АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 59

1

ЯНВАРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1974

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 59 (1974) № 1

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin*, (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО
ОБЩЕСТВА

ТОМ 59

ВЫПУСКИ 1—12

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1974

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 59 (1974) № 1

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

© «Ботанический журнал» 1974

УДК 576.1 : 582.476

П. И. Дорофеев

К ИСТОРИИ РОДА *GLYPTOSTROBUS* ENDL.

P. I. DOROFEEV. ON THE HISTORY OF THE GENUS *GLYPTOSTROBUS* ENDL.

Семена *Glyptostrobus* из отложений олигоцена и миоцена СССР исследованы морфологически и анатомически. Для этого времени приводится 9 видов и 3 разновидности, свидетельствующие о достаточном разнообразии рода в прошлом. Выявлены направления морфологических изменений и основные этапы развития рода. Установлено, что современный *G. pensilis* — морфологически наиболее молодой вид, подобный видам, существовавшим, в позднем миоцене Сибири; виды такого типа пришли на смену раннемиоценовым и олигоценовым с более архаичной морфологией. Палеонтологически зафиксированная история рода начинается в позднем мелу (Якутия). В палеогене род *Glyptostrobus* был широко распространен по всей Голарктике (Европа, Сибирь, Северная Америка). В раннем миоцене Сибири (в Европе до конца миоцена) род еще процветал, к концу миоцена он вымирает на большей (северной) части былого ареала, но сохраняется на самом юге Европы и в Абхазии до плиоцена, а в Юго-Восточном Китае главным образом в культуре до настоящего времени.

В современной флоре род *Glyptostrobus* представлен одним видом *G. pensilis* (Staunt.) K. Koch, распространенным по приморским низинам Юго-Восточного Китая от Кантона до Фучжоу. Во «Флорах» и «Определителях» сказано, что *Glyptostrobus* — небольшое деревце или кустарник, что в естественном состоянии он уже не сохранился и встречается только в культуре, подобно *Ginkgo*. Действительно, это растение широко используется в посадках для укрепления берегов рек и каналов, вдоль рисовых полей; как ветрозащитное его выращивают на приморских дамбах и окраинах деревень. Это растение разводят в садах и парках, даже в Европе, где он периодически приносит шишки и семена, хотя нередко подмерзает. Но знаем мы об этом растении еще мало. Так, вьетнамские ботаники рассказывают, что *Glyptostrobus* сохранился и у них местами в девственных лесах и бывает довольно высоким деревом.

В ископаемом состоянии *Glyptostrobus* указывается с верхнего мела. Более известны отпечатки веточек, но принадлежность их именно этому роду без исследования эпидермы установить трудно, и во многих случаях она еще сомнительна. Менее известны шишки и семена, однако морфология их весьма своеобразна и определения более надежны.

Систематика рода *Glyptostrobus* еще совсем не разработана. По отпечаткам веточек из Западной Европы описано 5 видов. Каждый новый вид не сравнивался с ранее описанными, все плохо иллюстрированы и понять их без просмотра типовых коллекций невозможно. Наиболее широко известно название *G. europaea* (Brongn.) Heer, которое применялось также и для всех третичных находок с территории СССР. Тип этого вида под названием *Taxodium europaeum* Brongn. описан по веточкам и шишкам из третичных лигнитов неопределенного возраста с о. Илиодрома в Греции (Brongniart, 1833). После установления рода *Glyptostrobus* в 1847 г. третичные остатки из Европы чаще приводятся под новым родовым названием, однако также без должной строгости, поэтому в номенклатурной путанице еще предстоит разобраться.

В предлагаемой работе приводятся результаты исследований ископаемых семян, собранных в отложениях олигоцена и миоцена СССР. Почти во всех коллекциях представлены также веточки. В немногих случаях в тех же коллекциях имеются шишки — единичные (Прибалтика, Белоруссия, Западная Сибирь) или в массе (Закарпатье) или отдельные чешуи. Для систематики они имеют большое значение и учитываются. Но остатки всегда разрознены и, возможно, принадлежат нескольким видам, поэтому выделение новых видов основано на морфологии и анатомии семян. В работе описано 8 новых видов, 3 разновидности и одна новая комбинация.

Семена современного *G. pensilis* (табл. II, *9*, *10* — см. вклейку) 3.5—7.8×1.4—2.8 мм, в контуре неправильноовальные, слегка угловатые, короткие или продолговатые, плоско-выпуклые. Зародыш прямой или слегка согнут. Рубчик большой, занимает торец семени, откуда смещается по бокам выпуклой стороны — значительно по прямому боку и слегка по выпуклому, общий его вид — неравносторонняя подкова или буква «г». Микропилярный конец сужен, с коротким, сжатым с боков выступом, всегда загнутым в сторону прямого бока. Удлиненная часть рубчика, подобно рафе, стягивает торцы семени, сгибая ось, которая у большей части ископаемых согнута и сильно согнута. Крыло небольшое, узкоклиновидное, по длине равно или короче семени, несколько смещено от главной оси и слегка отогнуто в сторону или прямое. Поверхность ровная, повсюду, кроме рубчика, прикрытая пленчатым, легко отстающим слоем, нередко заходящим за края. От основания прямого бока в плоскости нижней стороны и крыла отходит очень узкая, по краю зубчатая кайма, у многих совсем незаметная. Спермодерму (рис. 2, *1*) образуют кутикула и 2 слоя. Кутикула толстая, покрывает неровную поверхность клеток, край среза волнистый или зубчатый, иногда с папиллами. Верхний слой из 4—5 рядов крупных, неправильноовальных клеток с сильно утолщенными стенками, пронизанными радиальными порами, иногда сквозными, проходящими через 2 смежные стенки соседних клеток. Нижний слой в 1.5—2 раза толще верхнего, образован большим числом продолговато-овальных, сильно сжатых клеток; вторичные оболочки соседних клеток, а иногда и рядов их сплавлены в сплошные узкие ленты, соответствующие рядам; иногда слой представляет собою однородную массу без четких границ рядов клеток.

Ископаемые семена в общем плане строения сходны с современными, но заметно отличаются бо́льшей величиной, продолговато-овальной (до узкой) или клиновидной формой, сильной согнутостью, сжатым до острого, выгнутым наружу одним боком и отвесно или наклонно срезанным — другим, более длинным и широким крылом, в основании желобовидным и сильно отогнутым в сторону, широкой каймой, отходящей от нижней стороны семени и ее вогнутого бока, наличием в кожуре смоляных или воздушных полостей. В спермодерме всех ископаемых видов и современного вида *Glyptostrobus* много общего. Она очень изменчива почти у каждого вида, у некоторых видов различаются срезы разных участков семени и даже участки сплошной ленты среза. Приведенные в работе срезы сделаны поперек главной оси семени в его средней части. Сравнивать спермодерму разных видов трудно, а различать их только по спермодерме пока еще невозможно. Тем не менее спермодерма ископаемых видов отличается от современной мелкими деталями, по которым можно определить группы видов, со временем накопится и опыт для разграничения отдельных видов. Указанных отличий, возможно, было бы достаточно для выделения олигоценовых и раннемиоценовых видов в особый род, но спермодерма у всех их однотипна, поэтому все описываемые ниже виды отнесены к современному роду. Современные семена с культурных экземпляров из разных ботанических садов очень сходны, что не удивительно, так как все они принадлежат одному виду. Ископаемые же семена только из олигоцена и миоцена Сибири, Казахстана и Европы различаются намного более резко. Наблюдения эти не случайны, они свидетельствуют о заметно большем разнообразии рода в прошлом и дают основание для установления нескольких вымерших видов. Число их несомненно больше для того же отрезка времени и той же территории, так как изменчивость семян разных коллекций, отнесенных к одному виду, еще досаточно велика. Во всяком случае несомненно, что даже в олигоцене и миоцене род *Glyptostrobus* еще был полиморфным.

Сравнение семян разных видов показывает, что даже в течение олигоцена и миоцена они претерпели заметные изменения в общей форме, деталях и строении спермодермы. Намечаются группы видов с семенами разных типов, соответствующих разным областям и эволюционным этапам развития рода. Группы еще не четки, связи между ними и внутри них сложны. Нередки случаи, когда виды одной группы разновозрастны и расселены по разным областям (для Западной Сибири — олигоцен, для Европы — миоцен) и, очевидно, фиксируют лишь какие-то отдельные моменты непрерывного изменения и расселения рода; это вполне естественно и наблюдается у родов папоротников, других хвойных и различных цветковых, хотя в каждой группе имеется много особенностей.

Наиболее древни мелкие семена с маломощной спермодермой, характерные для олигоценовых европейских *G. baltica* и *G. borysthenica*, прикаспийского *G. caspia* и томского *G. langsdorfii*, отчасти и для зауральской разновидности *G. sibirica* var. *tavdensis*. Но в эту же группу входит и миоценовый закарпатский *G. pannonica*. Тот же тип семян сохраняется у каких-то скорее особых видов — у раннемиоценового с севера Украины и плиоценового из Абхазии, представленных в нашей коллекции единичными семенами. Нахождение мелкосемянных видов возможно и еще где-нибудь на юге Европы. *G. langsdorfii* и *G. caspia* — промежуточные виды, связывающие европейские виды с крупносемянными западносибирскими.

Следующему этапу эволюции отвечают крупносемянные виды с мощной спермодермой. Появляются они в олигоцене Западной Сибири, причем сразу в достаточном разнообразии — вытянутоовальные (согнутые и прямые) и клиновидные. В раннем миоцене Западной Сибири преобладают клиновидные семена. Тот же тип семян в Европе (Тамбовская обл., юг Белоруссии) сохраняется до конца миоцена.

Совершенно особые семена олигоценового вида *G. kolymensis* воспроизводят североякутскую группу. Они мелки и в этом отношении близки к семенам первой группы. Но в их удлиненно- или короткоклиновидной форме и узкой кайме нельзя не увидеть тех черт, которые позднее проявятся у миоценовых западносибирских видов — *G. kireevskiana* и *G. irtyshensis*.

Характерным моментом морфологических изменений семян в направлении приближения к современным было их укорочение. Этот этап фиксирует *G. kireevskiana*, семена которого короткие, но еще согнутые, как у древних видов, с достаточно широкой каймой и отогнутым в сторону крылом. Следующим этапом развития в том же направлении было выпрямление семян. Это изменение сопровождается сокращением каймы до совсем узкой оторочки. В какой-то степени этот момент эволюции проявился уже у олигоценовой разновидности *G. sibirica* var. *tymensis*, но более резко эти черты нового фиксирует позднемиоценовый *G. irtyshensis*, семена которого прямые, в основном короткие, хотя вытянутые, встречаются и у него. Кроме Западной Сибири, аналогичное изменение семян происходило в миоцене Тамбовской обл. и в Японии, где скорее всего были особые виды этой же группы.

Заключительный этап развития рода фиксирует современный *G. pensilis*, семена которого короткие, прямые, почти без каймы, с коротким, узким и более прямым крылом. От древних видов современный отошел очень далеко и не случайно его семена имеют некоторое сходство с семенами некоторых *Pinaceae* — *Cedrus* и *Abies*, хотя по всем остальным признакам (генеративным и вегетативным) это очень далекие роды.

Как видно, изменение семян ископаемых видов, начиная с олигоцена, шло по линии приближения их морфологии и анатомии к семенам современного вида. Палеоботанические данные определенно свидетельствуют, что современный *G. pensilis* — геологически молодой вид, с самой новой морфологией, что возник он на основе каких-то вымерших видов типа западносибирского *G. irtyshensis* и не ранее конца миоцена.

Когда и где возник род *Glyptostrobus*, мы еще не знаем. Но находка веточек с характерной эпидермой в мелу Якутии (Свешникова, 1967) и нахождение пыльцы в Европе и Сибири свидетельствуют о мезозойском возрасте первых представителей этого рода, хотя, возможно, это были лишь морфологически близкие его предшественники. В раннем же палеогене, по-видимому, существовал уже вполне современный род; об этом свидетельствуют шишки и семена из палеоцена Северной Америки (Brown, 1943), по общему облику близкие к таковым из олигоцена Европы, Сибири и Казахстана. В течение палеогена и раннего миоцена *Glyptostrobus* процветал и был широко распространен по всей Голарктике. Но уже в отложениях среднего миоцена Сибири его остатки редки, что определенно свидетельствует о начавшемся здесь вымирании и деградации рода в целом, хотя в странах Западной Европы его остатки массовы и разнообразны даже в отложениях верхнего миоцена. В плиоцене *Glyptostrobus* сохраняется лишь на юге Европы, в Закавказье, но, очевидно, в это же время вымирает и здесь. Возможно, что где-нибудь в лесных убежищах третичной флоры, разбросанных островами в области Древнего Средиземья, *Glyptostrobus* задержался до плейстоцена, но позднее, в историческое время, был истреблен вместе с когда-то бывшими здесь лесами. Значительно больше условий для сохранения *Glyptostrobus* было в более богатых, а по типу близких к третичным лесам Японии, Кореи, Северного и Центрального Китая; здесь до настоящего времени обильно представлены типичные роды арктотретичной флоры, в том числе и его спутники в олигоценовых сибирских и миоценовых европейских сообществах. Однако и в этих убежищах с казалось бы оптимальными условиями уже нет многих реликтов арктотретичной флоры, в том числе и *Glyptostrobus*, который сохранился лишь на самом юге Китая, очень вероятно, благодаря культуре.

Установлено, что по крайней мере некоторые виды *Glyptostrobus* были большими деревьями с диаметром пней 1—2 м, возраст которых подсчитан до 600 лет (Zalewska, 1959). Все описанные виды — обитатели лесных болот. Об этом свидетельствуют сопровождающие их комплексы, иногда состоящие исключительно из водно-болотных травянистых растений (*Azolla*, *Salvinia*, *Typha*, *Sparganium*, *Potamogeton*, *Stratiotes*, разные *Alismataceae*, *Cyperaceae*, *Araceae*, *Nymphaeaceae* и др.) или с примесью характерных для третичных болот деревьев и кустарников (*Taxodium*, *Leitneria*, *Nyssa*, *Alnus*, *Salix*). Но нередки и смешанные сообщества, в которых деревья и травы болотных местообитаний сочетаются с типичными для третичных лесов деревьями, кустарниками и лианами (*Pinus*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Carpinus*, *Betula*, *Fagus*, *Quercus*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Liquidambar*, *Eucommia*, *Morus*, *Acer*, *Tilia*, *Swida*, *Cephalanthus*, *Weigela*, *Actinidia*, *Sinomenium*, *Vitis* и др.). Состав сопутствующих флор богатый, постоянно меняющийся, не всегда поддающийся типизации, поэтому неудивительно, что в разных комплексах представлены разные виды *Glyptostrobus*. Исключительная консервативность некоторых третичных деревьев (*Taxodium*, *Sequoia*, *Cercidiphyllum* и др.) — явление кажущееся, объясняемое или еще недостаточными коллекциями, или их слабой изученностью. Подавляющая часть флор, откуда известен *Glyptostrobus* (вся Сибирь, Северный Казахстан, значительная часть Европы), имеет умеренный состав. Только южные флоры Европы и Кавказа иногда включают солидную долю субтропических элементов. Все это свидетельствует о большей типичности *Glyptostrobus* для умеренной зоны, которая в палеогене и в мелу охватывала средние и высокие широты Голарктики. Поэтому более вероятно и происхождение *Glyptostrobus* в умеренной зоне.

Сем. TAXODIACEAE Neger, 1907

Род **Glyptostrobus** Endl., 1847

Тип рода — *Glyptostrobus pensilis* (Staunt.) K. Koch, 1873 (=*Thuja pensilis* Staunton, 1798).

Glyptostrobus borysthenica Dorof. sp. nov.

Табл. I, *1—7* (см. вклейку); рис. 1, *3*, *4*

Голотип — БИН, № 499; Гомельская обл., Стародубка на правом берегу Днепра, олигоцен; табл. I, *1*.

Семена 3.2—5.9×1.2—1.8 мм, продолговато-овальные, узкие, согнутые, иногда сильно, тонкие. Рубчик узкий даже на торце, в остальной части боковой. Кайма первично широкая. Крыло в основании желобовидное, сильно отогнуто. Поверхность серовато-черная, ровная. Спермодерма тонкая. В верхнем слое клетки небольшие, неправильноовальные до округлых, стенки утолщены сильно, число рядов 4—6. Нижний слой в 4—5 раз тоньше верхнего.

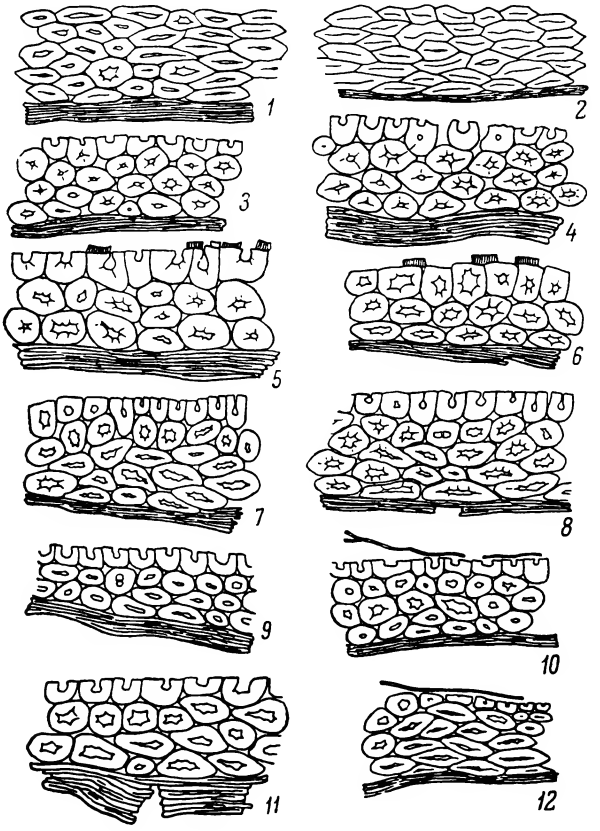


Рис. 1. Спермодерма *Glyptostrobus*, ×100.

1, *2* — *G. pannonica* Dorof., Гораздиевка Закарпатской обл., миоцен; *3*, *4* — *G. borysthenica* Dorof., Стародубка Гомельской обл. олигоцен; *5*, *6* — *G. baltica* Dorof., Отрадное Калининградской обл., олигоцен; *7*, *8* — *G. langsdorfii* (Nikit.) Dorof., Реженка Томской обл., олигоцен; *9*, *10* — *G. caspia* Dorof., Караул-Кельды Актюбинской обл., олигоцен; *11* — *G. irtyshensis* Dorof., Исаковка Омской обл., миоцен; *12* — *G. kireevskiana* Dorof., Киреевское Томской обл., миоцен.

Описываемый вид близок к *G. baltica* и *G. pannonica*. У первого семена клиновидные, более толстые, слабее согнуты, но слегка скручены, рубчик у них больше, сильнее смещен на выпуклую сторону, поверхность неровная из-за вздутых участков с большими полостями внутри; спермодерма этого вида также близка к описываемой, но кутикула толще, клетки верхнего слоя несколько крупнее, а число рядов меньше. Семена второго вида немного длиннее, более прямые, по форме менее постоянны и правильны; анатомически второй вид отличается резче: клетки верхнего слоя вытянуты, в контуре более угловаты, стенки сильнее утолщены, полости почти отсутствуют.

Кроме типового местонахождения, семена этого вида известны из аналогичных отложений г. Турова на юге Белоруссии и также из олигоценовых отложений Дании, откуда они описаны под названием *Sequoia langsdorfii* (Hartz, 1909, t. III, *3*, *4*).

Glyptostrobus baltica Dorof. sp. nov.

Табл. I, *8—14*; рис. 1, *5*, *6*

Голотип — БИН, № 471; Калининградская обл., Отрадное в 4 км западнее г. Светлогорска, олигоцен; табл. I, *9*.

Семена 3.5—5.8×1.4—2.4 мм, клиновидные, согнутые, слегка скрученные, толстые. Рубчик на торце большой, нередко и выпуклый, в остальной части боковой или заметно смещенный на выпуклую сторону. Кайма первично широкая. Крыло в основании желобовидное, сильно отогнуто. Поверхность коричневого цвета, неровная (в кожуре большие полости, выступающие наружу неправильными вздутиями). Спермодерма тонкая. Кутикула толстая. Верхний слой из 3—4 рядов крупных, неправильно-овальных клеток с сильно утолщенными стенками. Нижний слой в 3—4 раза тоньше верхнего.

От семян близкого вида *G. borysthenica* описываемые отличаются клиновидной формой, большей толщиной, обильными полостями в кожуре. Несколько отличается и описываемая спермодерма: кутикула толще, клетки верхнего слоя крупнее, число рядов меньше.

Glyptostrobus pannonica Dorof. sp. nov.

Табл. I, *15—21*, рис. 1, *1*, *2*

Голотип — БИН, № 442; Закарпатская область, Гораздиевка, скв. 859, гл. 249 м, паннонский ярус (миоцен); табл. I, *19*.

Семена 3—6.9×1.6—2.5 мм, не очень правильные, по форме изменчивые: продолговатые, узкие, но также и короткие, довольно широкие, почти одинаковые вверху и внизу или суженные на одном конце, согнутые или почти прямые, тонкие. Рубчик небольшой, главным образом боковой. Кайма первично широкая. Крыло желобовидное в основании, сильно отогнутое в сторону или почти прямое. Поверхность серовато-черная, неровная (продольные и косые морщины, большие вздутия от полостей внутри). Спермодерма тонкая. Кутикула тонкая. Верхний слой из 5—7 рядов продолговато-овальных, нередко резко угловатых клеток, стенки сильно утолщены, полости небольшие, до щелевидных; клетки лежат плотно, межклетники почти отсутствуют. Нижний слой в 5 и более раз тоньше верхнего.

От близкого вида *G. borysthenica* описываемый отличается в целом несколько более длинными, прямыми и менее правильными семенами, обилием больших полостей в кожуре и анатомически: клетки верхнего слоя у описываемого вида более продолговатые, в контуре угловатые, стенки их утолщены сильнее, полости меньше, слой всегда более плотный.

Семена этого вида довольно обычны в миоцене Закарпатья. Кроме типового местонахождения, они найдены в ряде скважин в районе Малой Бегани.

Glyptostrobus caspia Dorof. sp. nov.

Табл. I, *22—25*; рис. 1, *9*, *10*

Голотип — БИН, № 547; Казахстан, Актюбинская обл., ст. Караул-Кельды по жел. дор. Орск-Гурьев, олигоцен; табл. I, *24*.

Семена 3.9—6 (редко до 7) ×1.5 —2.7 мм, продолговато-овальные, реже клиновидные, согнутые, тонкие. Рубчик не очень большой даже на торце, в остальной части сильно смещен на выпуклую сторону. Кайма не очень широкая. Крыло широкое, сильно отогнуто в сторону. Поверхность ровная, серовато-коричневая, темная. Спермодерма тонкая. Кутикула толстоватая. Верхний слой из 3—4, реже 5—6 рядов небольших, неправильноовальных клеток с сильно утолщенными стенками. Нижний слой тонкий и очень тонкий.

По форме, а иногда и по величине семена описываемого вида близки к западносибирским семенам *G. sibirica*, но мельче, тоньше, почти нет клиновидных экземпляров, с маломощной спермодермой. Семена *G. langsdorfii* по величине ближе к описываемым, но в целом мельче, более клиновидные, толстые с более мощной спермодермой. Семена *G. borysthenica* и *G. baltica* близки к описываемым по величине и общему типу спермодермы. Но семена первого вида более узкие, сильнее согнуты, с более узким, главным образом боковым рубчиком. Семена второго вида главным образом клиновидные, более толстые, скрученные, спермодерма у него мощнее, но число рядов клеток меньше.

Вполне сходные с типичными семена этого вида встречены в нескольких скважинах, пробуренных в соседних районах и вскрывших олигоценовые же отложения.

Glyptostrobus langsdorfii (Nikit.) Dorof. comb. nov.

Т. II, *4—6* (см. вклейку); рис. 1, *7*, *8*

1965. *Sequodium langsdorfii* (pro parte), Никитин, Аквитанск. фл. Лагерн. Сада, стр. 5, табл. III, фиг. 8.

Лектотип — г. Томск, Лагерный Сад, олигоцен, Никитин, 1965, табл. 3, фиг. 8; коллекция П. А. Никитина, Новосибирск, Зап.-Сиб. геол. управл.

По П. А. Никитину, семена этого вида 3.3—7×1.6—2.8 мм, плосковыпуклые, уплощенные, от продолговатояйцевидных до вытянутоовальных, большей частью фасолевидно согнутые. Верхний слой спермодермы из 6—8 рядов неправильноовальных склеренхимных клеток.

В олигоценовых флорах Западной Сибири томского типа (Реженка близ Томска, Дунаевский Яр на р. Тым) представлено несколько видов и разновидностей этого рода. Судя по работе Никитина (1965), в олигоценовой флоре Лагерного Сада также два вида. За мелкими семенами типа, изображенного в работе Никитина (табл. 3, фиг. 8), сохраняется название *G. langsdorfii*, а крупные семена изображенного типа (табл. 3, фиг. 9) я отношу к особому виду *G. sibirica*, описание которого приводится ниже. Приведу и несколько уточненный диагноз *G. langsdorfii*. Он составлен на основании изучения семян из олигоцена Реженки и Дунаевского Яра.

Семена 4.3—6.5×1.7—2.8 мм, небольшие, но сравнительно широкие, главным образом клиновидные, согнутые, иногда слегка скрученные, реже вытянутоовальные, толстые. Рубчик на торце большой, в остальной части он боковой или в разной степени смещенный на выпуклую сторону семени. Крыло широкое, в основании желобовидное, сильно отогнуто в сторону. Кайма первично широкая. Поверхность коричневато-серая, темная до почти черной, не очень ровная, местами вздутая из-за полостей внутри. Спермодерма умеренно мощная, в верхнем слое 5—6 рядов неправильноовальных, довольно крупных клеток с сильно утолщенными стенками; нижние клетки крупные, сильно сплюснутые, верхние — более мелкие, ближе к изодиаметрическим; клетки верхнего ряда с тенденцией к столбчатости. Нижний слой маломощный, чаще слитный до однородного, клетки неразличимы.

Семена этого вида отличаются от большей части западносибирских семян этого рода небольшой величиной и маломощной спермодермой. Из всех западносибирских видов и разновидностей он наиболее близок к европейским олигоценовым *G. baltica* и *G. borysthenica*. Во всех случаях этот вид встречается вместе с *G. sibirica*. В коллекции из Реженки его семена преобладают над единичными семенами *G. sibirica*; в коллекциях из Дунаевского Яра, напротив, его семена единичны среди массы типичных семян *G. sibirica* и его разновидности var. *tymensis*. Во всех остальных коллекциях из олигоцена и раннего миоцена Западной Сибири семена этого вида отсутствуют.

Glyptostrobus sibirica Dorof. sp. nov.

Табл. II, *11—16*; рис. 2, *2*, *3*, *5—8*

Голотип — БИН № 518; Томская обл., Дунаевский Яр на р. Тым, олигоцен; табл. II, *13*.

Семена 5.5—7.4×2.7—3.7 мм, крупные, продолговато-овальные и клиновидные, согнутые. Рубчик большой, особенно на расширенном торце, в остальной части он всегда смещен на выпуклую сторону семени. Крыло широкое, в основании желобовидное, в большинстве случаев сильно отогнуто в сторону, но иногда почти прямое. Кайма широкая, по краю не-

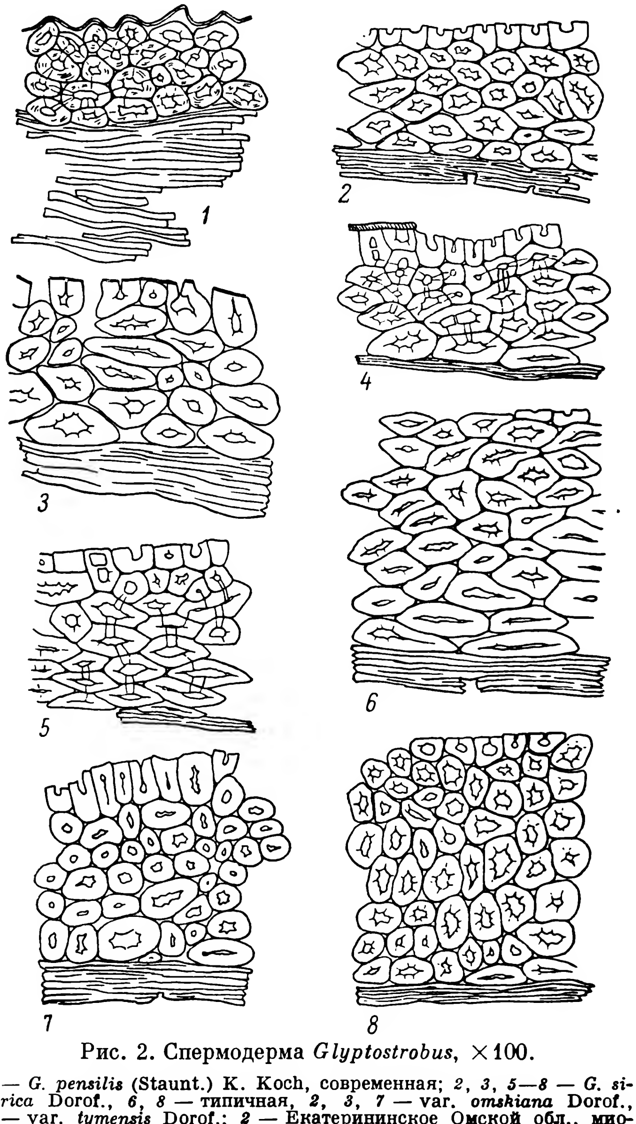


Рис. 2. Спермодерма *Glyptostrobus*, ×100.

1 — *G. pensilis* (Staunt.) K. Koch, современная; *2*, *3*, *5—8* — *G. sibirica* Dorof., *6*, *8* — типичная, *2*, *3*, *7* — var. *omskiana* Dorof., *5* — var. *tymensis* Dorof.; *2* — Екатерининское Омской обл., миоцен; *3* — Красный Яр Омской обл., миоцен; *5—7* — Дунаевский Яр Томской обл., олигоцен; *8* — Реженка Томской обл., олигоцен; *4* — *G. kolymensis* Dorof., Колыма, Якутия, олигоцен.

ровнозубчатая. Спермодерма наиболее мощная. Верхний слой из 5—10 (иногда до 12) рядов, клетки крупные, в контуре угловатые или неправильноокруглые с сильно утолщенными стенками. Нижний слой тонкий, сильно сжат и вторично изменен.

Семена из олигоценовых и раннемиоценовых отложений Западной Сибири имеют много общих черт, но на большом материале все же различаются, причем каждому возрастному типу флор (тавдинскому, томскому, тарскому) отвечает довольно определенный набор форм. Скорее всего это самостоятельные виды. Различать их трудно, так как характерных признаков мало, разнообразие же форм довольно велико, но и принимать все это разнообразие за один полиморфный и долговременный вид также нельзя. Типичные семена *G. sibirica* (табл. II, *13*, *14*) крупные, согнутые, на рубчиковом конце расширенные.

Семена других форм относятся к следующим разновидностям.

1. var. **tavdensis** Dorof. var. nov. (табл. II, *11*, *12*). Голотип — из олигоцена Нижней Пристани на р. Тавде Тюменской обл. (табл. II, *11*). Семена 4.4—6.5×1.9—2.8 мм, сравнительно небольшие, чаще узкие, тонкие, клиновидные, согнутые, реже продолговато-овальные, почти прямые. Спинка сжата до острой. Рубчик небольшой даже на торце, в остальной части он главным образом боковой. Крыло узкое, в основании желобовидное, сильно отогнуто в сторону. Кайма узкая. Поверхность сравнительно ровная. Спермодерма маломощная. Кутикула толстая. Верхний край среза волнистый. В верхнем слое 4—5 рядов, клетки небольшие, неправильноовальные, залегают свободно, стенки утолщены сильно. Нижний слой очень тонкий.

Семена такого типа очень характерны для тавдинских флор (Нижняя Пристань, Белоярка). Только одно семя встречено в коллекции из самого нижнего горизонта Дунаевского Яра на р. Тым. Семена не очень однородны, но все мелкие, с маломощной спермодермой и по этим признакам они сближаются с олигоценовыми европейскими, хотя сильно от них отличаются и в целом ближе к сибирским. Семена *G. langsdorfii* шире и толще. Из других разновидностей *G. sibirica* к описываемой наиболее близка var. *tymensis*, но ее семена прямые, почти одинаково широкие вверху и внизу.

2. var. **tymensis** Dorof. var. nov. (рис. 2, *5*). Голотип — из олигоцена Дунаевского Яра на р. Тым Томской обл. (табл. II, *15*). Семена 4.5—7.8×1.9—3.3 мм, прямые, повсюду одинаковые по ширине. Рубчик не очень большой даже на торце, в остальной части он всегда смещен на выпуклую сторону. Крыло широкое, в основании желобовидное, отогнуто в сторону, реже оно узкое и почти прямое. Кайма не очень широкая, край ее зубчатый. Спермодерма умеренной мощности. Верхний слой из 7—8 рядов неправильноовальных или угловатых клеток, клетки верхнего ряда с тенденцией к столбчатости. Нижний слой тонкий.

Семена этой разновидности очень характерны и встречаются главным образом в тымских флорах, где они сопровождаются семенами *G. sibirica*. Только единичные семена из раннемиоценовых тарских коллекций можно отнести к этой разновидности.

3. var. **omskiana** Dorof. var. nov. (рис. 2, *2*, *3*, *7*). Голотип — из Красного Яра на Иртыше Омской обл. (табл. II, *16*). Семена 4.8—7.5×2.6—3.2 мм, клиновидные, редко продолговато-овальные, согнутые и сильно согнутые. Рубчик небольшой на торце, в остальной части он боковой (вогнутый бок наклонен круто или совсем отвесный), почти у всех экземпляров доходит до суженного микропилярного конца. Крыло широкое, в основании желобовидное, длинное, сильно или слабо отогнуто в сторону, редко узкое, саблевидно изогнутое. Кайма широкая, край ее зубчатый. Спермодерма довольно мощная. Кутикула тонкая. Верхний ряд клеток с тенденцией к столбчатости. В верхнем слое 5—7 рядов неправильноовальных или угловатых клеток с сильно утолщенными стенками. Нижний слой тонкий.

Семена этой разновидности более характерны для раннемиоценовых буроугольных отложений с флорами тарского типа (Красный Яр на Иртыше, Екатерининское на р. Абросимовке близ г. Тары в Омской области). Реже они встречаются в олигоценовых флорах из тымских обнажений (наиболее высоко залегающие глины Белого Яра и пески Дунаевского Яра). Сопровождаются они главным образом типичными семенами *G. sibirica*, реже — var. *tymensis*. По форме семена этой разновидности наиболее близки к европейским миоценовым семенам *G. vagans* (Heer) Ettings. Тип этого вида описан из миоцена Энингена в ФРГ под названием *Pterospermites vagans* Heer (1855, S. 36, tab. 109, fig. 1—5). Ошибку Геера заметил еще Эттинсхаузен (Ettingshausen, 1890), впервые описавший семена *Glyptostrobus* на материале из миоцена Австрии. Но семена из миоцена Европы несколько мельче, менее мощна и их спермодерма.

Glyptostrobus kireevskiana Dorof. sp. nov.

Табл. II, *7*, *8*; рис. 1, *12*

Голотип — БИН, № 517; Томская обл., Киреевское на Оби; средний миоцен; табл. II, *7*.

Семена 4.8—5.8×2.7—3.9 мм, короткие, клиновидные, согнутые, толстые. Рубчик на торце большой, иногда выпуклый, остальная его часть проходит по вогнутому боку. Крыло широкое, сильно отогнуто в сторону. Кайма первично широкая. Спермодерма маломощная. Кутикула толстая. Верхний слой из 5—6 рядов неправильноовальных или слегка вытянутых клеток, расположенных свободно, иногда перпендикулярно к краю среза, стенки утолщены сильно. Нижний слой тонкий.

В отличие от семян всех более древних видов, описываемые семена короткие и широкие и по этим признакам намного ближе к семенам современного *G. pensilis*. Но ископаемые еще согнуты, их выпуклый бок сжат, рубчик боковой, крыло широкое, в основании желобовидное и сильно отогнуто в сторону.

Очень сходные семена имеются в моих коллекциях из миоцена Западной Сибири с флорами киреевского типа (Новоникольское и Горный на Иртыше). Довольно близкие к описываемым семена приводятся из неогена Японии (Miki, 1941, p. 259, pl. VHc; Fig. D; Miki, 1953, p. 10, fig. 3c). Если это не тот же самый, то очень близкий вид: семена также короткие, не мелкие, спинка выгнута, а брюшная сторона прямая, с довольно широкой каймой.

Glyptostrobus irtyshensis Dorof. sp. nov.

Табл. II, *1—3*; рис. 1, *11*

Голотип — БИН, № 522; Омская обл., Исаковка на Иртыше, верхний миоцен; табл. II, *1*.

Семена 5.5—6.5×2.6—3.4 мм, неправильноовальные, короткие или продолговатые, прямые. Один бок слегка сжат, с зубчиками по краю, другой — тупой, с узкой оторочкой вместо каймы. Рубчик большой, боковая его часть сильно смещена на выпуклую сторону. Крыло широкое, в основании желобовидное, сильно отогнуто в сторону или прямое. Поверхность ровная. Спермодерма умеренно мощная. Верхний слой из 3—4, редко 5 рядов неправильноовальных клеток с сильно утолщенными стенками. Нижний слой тонкий, из 7—8 рядов сплавленных в сплошные ленты клеток.

Семена близкого вида *G. kireevskiana* также короткие, но согнутые, с боковым рубчиком и более широкой каймой. Семена современного *G. pensilis* по форме очень сходны с описываемыми, но мельче, почти без каймы, с коротким, в основании узким и плоским, прямым или слабо отогнутым в сторону крылом.

Кроме типового местонахождения, близкие семена встречены в отложениях верхнего миоцена Карташево на Иртыше Омской обл. Одно семя того же типа найдено в более древних, верхнетортонских отложениях Тамбовской обл. Становление такого типа семян началось давно и шло одновременно в Сибири и Европе.

Glyptostrobus kolymensis Dorof. sp. nov.

Табл. I, *26*, *27*; рис. 2, *4*

Голотип — БИН, № 555; Якутия, правый берег р. Колымы между рр. Каменка и Сяпкинэ, обнажение 4263, олигоцен; табл. I, *27*.

Семена 5.0—5.2×2.1—2.3 мм, косоклиновидные, слабо согнутые, тонкие. Рубчик узкий даже на торце, боковая его часть смещена на выпуклую сторону. Кайма узкая, по краю неровно шиповатая. Крыло в основании узкое, желобовидное, сильно отогнуто в сторону. Поверхность темно-серая, ровная. Спермодерма маломощная. Кутикула толстоватая, неровная до зубчато-шиповатой, местами с папиллами. Верхний слой из 4—6 неправильноовальных, слегка угловатых клеток, в нижних (одном или двух) рядах заметно более крупных, вытянутых до продолговатых; стенки утолщены сильно. Нижний слой тонкий.

Описываемые семена заметно отличаются от семян из олигоцена и раннего миоцена Европы и Сибири небольшой величиной, удлиненноклиновидной формой, узкими крылом и каймой. По общему типу они ближе к семенам миоценовых видов *G. kireevskiana* и *G. irtyshensis*, но и от них отличаются небольшой величиной, продолговатой формой и другими деталями. Своеобразна и спермодерма описываемого вида, в общем типе сходная с таковой западносибирских видов, но отличающаяся более резкой дифференциацией клеток верхних и нижних рядов верхнего слоя.

ЛИТЕРАТУРА

Свешникова И. Н. (1967). Позднемеловые хвойные Советского Союза. Тр. БИН АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 6. — Brongniart Ad. (1833). Notice sur une conifère fossile du terrain d'eau douce de l'ile d'Iliodroma. Ann. sci. nat., sér. 1, t. 30. — Brown R. W. (1943). Some prehistoric trees of the United States. J. Forestry, 41, 12. — Ettingshausen K. (1890). Die fossile Flora von Schönegg bei Wies. Denkschr. Akad. Wien. — Hartz N. (1909). Bidrag til Dankmarks tertiaere og diluviale Flora. — Heer O. (1855). Flora tertiaria Helvetiae, 1. — Miki Sh. (1941). On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary period. Jap. J. Bot., XI. — Miki Sh. (1953). On *Metasequoia*, fossil and living. — Zalewska Z. (1959). *Taxodiaceae*. In: Flora kopalna Turowa. Prace Museum Ziemi, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 7 II 1973.

SUMMARY

The fossil seeds of *Glyptostrobus* from the U. S. S. R. oligocene and miocene and their anatomical structure have been investigated. Eight new species, three varietas and one new combination are described. A short history of the tertiary species and their groups is given.

УДК 581.1 : 581.943.6

М. Г. Николаева, М. М. Лодкина и А. И. Ляшук

К ВОПРОСУ О ПРИРОДЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ КАРЛИКОВОСТИ ЗАРОДЫШЕЙ ПОКОЯЩИХСЯ СЕМЯН

M. G. NIKOLAEVA, M. M. LODKINA AND A. I. LJASHUK. ON THE NATURE OF PHYSIOLOGICAL DWARFING OF THE DORMANT SEEDS EMBRYOS

Анатомо-морфологическое изучение аномалий роста зародышей, извлеченных из покоящихся семян *Acer tataricum* L., показало существование двух типов естественной физиологической карликовости. Искусственная физиологическая карликовость, вызванная обработкой стратифицированных и готовых к прорастанию семян раствором ИУК, в большинстве случаев сходна с естественной. У проростков с признаками естественной и искусственной физиологической карликовости отсутствует рост гипокотиля или его нижней части, а также зародышевого корня, но происходит разрастание семядолей, эпикотиля и иногда прилегающей к ним части гипокотиля. Предполагается, что такое нарушение корреляции роста обусловлено различным характером действия ИУК в зависимости от ее концентрации и специфики тканей. В покоящихся и частично стратифицированных зародышах клена содержится большое количество ИУК, локализованной главным образом в гипокотиле. При проращивании таких зародышей дифференциации тканей гипокотиля еще не происходит, поэтому отток ИУК затруднен и рост его заторможен. В то же время ИУК в низкой концентрации в семядолях и семядольном узле стимулирует их рост.

Среди различных типов покоя семян особый интерес представляет глубокий физиологический покой. Он является следствием особого состояния зародыша и пониженной газопроницаемости покровов, в результате чего возникает двойной механизм торможения прорастания (Николаева, 1967).

Первостепенное значение состояния зародышей в покое семян показывает необходимость их всестороннего исследования. При этом наряду с изучением физиолого-биохимических и анатомических изменений, происходящих в зародышах внутри семян в процессе стратификации, для понимания природы покоя большой интерес представляет исследование роста изолированных зародышей.

Извлеченые из покоящихся семян зародыши часто образуют ненормальные проростки, так как одни их части не способны к росту, а другие растут. Такое нарушение корреляций роста зародыша у одних видов растений наблюдается с самого начала проращивания, у других оно проявляется лишь при дальнейшем развитии растения. Затрудненный и ненормальный рост зародышей, извлеченных из покоящихся семян, приводит к естественной физиологической карликовости. Физиологической карликовости посвящена большая литература, но касается она главным образом плодовых растений (Мустафаев, 1939; Крокер, 1950; Flemion, 1956, 1959; Rémy, 1961; Côme, 1967, и др.). У лесных деревьев и кустарников это явление менее изучено, хотя карликовость у них часто проявляется особенно сильно (Заборовский и Варасова, 1959; Любченко, 1959; Далецкая, 1963; Николаева, 1967, и др.).

Различные исследователи связывают ненормальности роста зародышей со свойствами их частей. Большинство считает, что покой семян обусловлен блокированием роста оси зародыша. У зародышей большинства видов растений трогаются в рост семядоли и почка, а гипокотиль не обнаруживает никаких признаков роста (Davis, 1939; Крокер, 1950; Николаева, 1967; Haber, 1967; Ляшук, 1972). Некоторым видам растений свойствен эпикотильный покой, т. е. покой точки роста побега (Крокер, 1950; Заборовский и Варасова, 1961; Rémy, 1961; Иванова, 1969; Рысина, 1969; Коломиец и др., 1970), а иногда в состоянии покоя находятся и гипокотиль с апексом корня, и эпикотиль, обусловливая «двойной покой» семян (Barton, 1944). В последнее время появился ряд работ (Bulard, Monin, 1963; Côme, 1967; Thévenot, Côme, 1971), в которых указывается, что ненормальный рост зародышей в большой степени определяется влиянием семядолей.

По данным М. Г. Николаевой и Т. В. Далецкой (1963), М. Г. Николаевой (1967), Е. Н. Поляковой (1970) и других исследователей, покоящиеся семена некоторых видов лесных деревьев и кустарников содержат большое количество ИУК. Эти авторы нашли также, что при обработке зародышей, извлеченных из стратифицированных семян, растворами ИУК возникает искусственная физиологическая карликовость. Морфологически она сходна с естественной карликовостью. В обоих случаях ненормальный рост проростков выражается в неравномерном зеленении и разрастании семядолей, затрудненном образовании корней и формировании в некоторых случаях опухолей. На основании этих данных было высказано предположение, что физиологическая карликовость зародышей у таких видов растений возникает вследствие высокого содержания в них ИУК.

Устранению карликовости зародышей способствует главным образом низкая температура, т. е. тот же фактор, который необходим для выхода семян из состояния покоя (Flemion, 1956; Николаева, 1959, и др.). Низкая температура приводит также к снижению содержания в семенах ИУК (Далецкая, 1963; Полякова, 1970).

К сожалению, анатомическая характеристика карликовых проростков ограничивается одной работой, касающейся сеянцев (Ledbetter, 1959). Ледбеттер считает, что замедленный рост междоузлий розовика (*Rhodotypos tetrapetala*) вызывается присутствием какого-то ингибитора. Обрабатывая изолированные зародыши стратифицированных семян гидразидом малеиновой кислоты, которая подавляет митозы, он получил сеянцы с признаками, аналогичными естественной физиологической карликовости. У Ледбеттера отсутствует анализ ненормальностей роста, характерных для начальных этапов развития проростков.

Для изучения физиологической карликовости нами был избран *Acer tataricum* L. Выход из состояния глубокого физиологического покоя семян этого растения происходит только после стратификации при 0—3° в течение 3—4 месяцев.

Зародыши, извлеченные из семян, находившихся различное время в условиях холодной и теплой стратификации, проращивались при 23—25° при искусственном 8-часовом освещении лампами дневного света 3000 люкс. Чем дольше была холодная стратификация, тем энергичнее и в большем числе прорастали зародыши и тем меньше проявлялись у проростков признаки физиологической карликовости.

Для анатомического анализа естественной физиологической карликовости проращивались зародыши, извлеченные из покоящихся нестратифицированных и частично стратифицированных семян. Для искусственного вызывания физиологической карликовости семена в конце периода холодной стратификации (через 3 и 3.5 месяца) обрабатывали раствором ИУК высокой концентрации — $5.10^{-2}\%$. Изолированные из таких семян зародыши выращивались в тех же условиях.

Проростки с различными признаками ненормального роста фиксировались смесью Навашина. Срезы толщиной 10—12 мкм окрашивались карболовым фуксином с пикроиндигокармином и железным гематоксилином с подкраской лихт-грюном. Фотографирование препаратов проводили на микроскопе МБИ-11.

Типы естественной физиологической карликовости

Рост зародышей *Acer tataricum* L., изолированных из частично стратифицированных, еще покоящихся семян, как правило, начинается не с оси, как в случае нормального прорастания, а с семядолей. Анатомо-морфологическое изучение проростков с признаками ненормальностей роста позволило нам выделить два типа естественной физиологической карликовости.

I тип характеризуется ростом семядолей и иногда эпикотиля; однако в большинстве случаев зародышевая ось не растет (табл. I, *1*, *2*, см. вклейку). У проростков с физиологической карликовостью II типа не растет лишь нижняя часть гипокотиля и корень, а верхняя часть гипокотиля, эпикотиль и семядоли растут (табл. I, *3*, *4*).

Рост семядолей у проростков I и II типов часто начинается с зеленения и разрастания обеих или одной, «верхней» (не прилегающей к фильтровальной бумаге), семядоли. Иногда зеленеют и растут лишь отдельные участки семядолей. Не тронувшаяся в рост «нижняя» (прилегающая к фильтровальной бумаге) семядоля сохраняет складчатый характер; все клетки ее заполнены запасными веществами, наблюдается лишь начало дифференциации проводящих тканей. У верхней выросшей семядоли запасные вещества расходуются, происходит дифференциация хлоренхимы на губчатую и столбчатую, и формируются коллатеральные проводящие пучки со слизевыми клетками во флоэме. У проростков I типа почти по всей зародышевой оси отсутствуют какие-либо анатомические изменения; у них не происходит мобилизации запасных веществ и сохраняются комплексы клеток, не испытавших растяжения после делений и объединенных общей, более толстой оболочкой. Таким образом, клетки оси сохраняют строение и состояние, свойственное клеткам этой части зародыша в интактном семени в момент его изоляции (Лодкина и др., 1971). В то же время заметно выделяется участок семядольного узла, а нередко и семядолей, в котором происходит вакуолизация клеток коровой паренхимы и дифференциация проводящих тканей. В результате растут одна или обе семядоли и возникает довольно резкая граница между покоящейся и растущей частями зародыша (табл. I, *1*, *2*, *3*, *4*).

Подавляющее большинство зародышей, извлеченных из частично стратифицированных семян, при выращивании образуют карликовые проростки II типа. Нижняя часть зародышевой оси у них также не претерпевает заметных изменений. Верхняя же часть ее растет и дифференцируется. Между ними также наблюдается довольно резкая граница (табл. I, *3*). При этом часто происходит гипертрофическое разрастание верхней части гипокотиля. Она приобретает типичную стеблевую структуру; в коровой части и центральном цилиндре отсутствуют элементы механической ткани, проводящие ткани представлены четырьмя коллатеральными пучками. Кроме того, растет эпикотиль и происходит заложение почек в пазухе семядольных листьев (табл. I, *3*).

Формирование опухолевидных утолщений при физиологической карликовости обоих типов происходит чаще всего в районе семядольного узла. При этом наблюдаются сначала периклинальные, а затем и антиклинальные деления клеток эпидермиса и 2—3 слоев субэпидермальных клеток коры (табл. II, *6*, см. вклейку). Реже вся опухоль или ее отдельные участки образуются благодаря сильному растяжению клеток в радиальном направлении (табл. I, *5*).

Клетки опухолевидных утолщений быстро растут, вакуолизируются. На периферии опухоли многие клетки заполняются дубильными веществами и слизями. Снаружи клетки подсыхают, образуя подобие покровной пробковой ткани.

Искусственная физиологическая карликовость

Искусственная физиологическая карликовость зародышей клена татарского, обусловленная действием экзогенной ИУК (табл. II и рис. 1), в основном соответствует I и II типам естественной карликовости. Однако искусственная карликовость характеризуется более интенсивным ростом эпикотиля, заложением большего числа почек, а также более энергичным зеленением и разрастанием семядолей и их черешков. Состояние покоящейся части зародышевой оси у таких проростков, как правило, такое же, как в период изоляции зародыша (т. е. в конце стратификации), когда клетки вакуолизированы и их комплексы уже неразличимы. Но иногда состояние покоящейся части зародышевой оси соответствует ее состоянию в более ранние сроки стратификации семян. Это объясняется, вероятно, разнокачественностью семян и связанной с этим растянутостью периода прорастания.

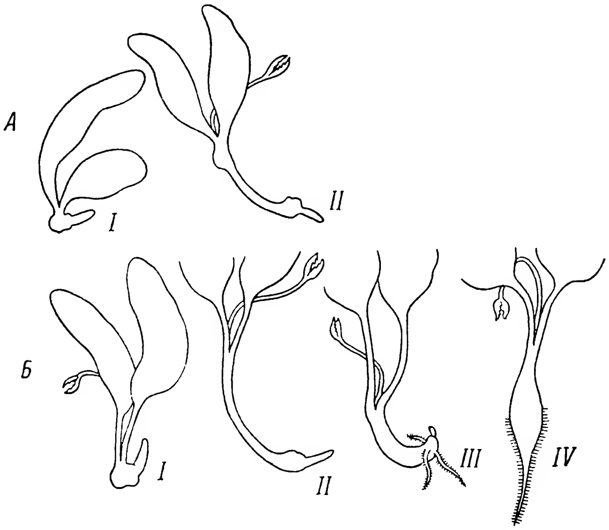


Рис. 1. Типы естественной и искусственной карликовости *Acer tataricum* L.

Карликовость: *А* — естественная; *Б* — искусственная. *I* — растут семядоли и зона семядольного узла, а также эпикотиль и черешки семядолей; *II* — растут семядоли, эпикотиль, область семядольного узла и верхняя часть гипокотиля; нижняя часть гипокотиля и корень не растут; *III* — то же; кроме того, на растущей части зародышевой оси образуются придаточные корни; *IV* — растут все части зародыша, происходит утолщение гипокотиля и корня за счет радиального растяжения клеток.

Под влиянием ИУК возникают и другие ненормальности, обозначенные нами как карликовость III и IV типов. III тип характеризуется также отсутствием роста нижней части зародышевой оси (табл. II, *5*, *8*, рис. 1, *Б*, *III*). Однако в отличие от II типа верхняя часть гипокотиля растет интенсивно в толщину и на ней закладываются придаточные корни. Обращает на себя внимание формирование вторичного строения гипокотиля. В центральном цилиндре образуется сплошное кольцо камбия и дифференцируются хорошо развитые вторичные проводящие ткани. Такое состояние тканей гипокотиля не наблюдалось нами у проростков с другими типами физиологической карликовости. У проростков III типа одновременно растут семядоли и эпикотиль.

Во всех перечисленных случаях на гипокотиле, главным образом в районе семядольного узла, нередко происходит образование опухолевидных утолщений.

При физиологической карликовости IV типа у проростка растет вся зародышевая ось, а утолщения образуются преимущественно на корне (табл. II, *3*, рис. 1, *Б*, *IV*). Все ткани у проростков данного типа полностью дифференцированы. Однако рост эпикотиля у них более заторможен, чем у проростков предыдущих типов, и более сходен по темпу с ростом нормального проростка.

Образование опухолевидных утолщений у проростков I и II типов при искусственной физиологической карликовости происходит, как и при естественной карликовости, главным образом путем пролиферации клеток. В результате вместо 8—10 продольных рядов клеток первичной коры, характерных для нормального проростка, в опухолевидных утолщениях их образуется до 15—25. В некоторых случаях формирование опухолей приводит к сдавливанию и отмиранию клеток пограничного участка покоящейся зародышевой оси. В этом случае растущая и нерастущая части оказываются отделенными друг от друга некротическим слоем клеток (табл. II, *1*).

У проростков с III типом физиологической карликовости опухолевидные утолщения имеют разную структуру. Одни участки их образуются путем пролиферации клеток, другие — вследствие разрастания клеток в радиальном направлении.

При физиологической карликовости IV типа на нижней части зародышевой оси образуется равномерное утолщение благодаря радиальному растяжению клеток первичной коры и в меньшей степени — сердцевины (табл. II, *3*). В дальнейшем ниже утолщения может формироваться нормальный корень.

Обсуждение

Согласно гипотезе гормональной регуляции покоя, предложенной М. Г. Николаевой с соавторами (1963, 1967, 1968, 1969), глубокий физиологический покой семян связан с высоким содержанием гормонов, например абсцизовой и β-индолилуксусной кислоты, а нарушение покоя сопровождается снижением их содержания и накоплением других стимулирующих рост веществ. Эти авторы высказывают предположение, что естественная физиологическая карликовость клена татарского возникает под влиянием ИУК.

Проведенные нами исследования показали, что при выращивании зародышей, извлеченных из семян клена татарского (как покоящихся, так и стратифицированных, но обработанных растворами ИУК), наблюдаются картины нарушений корреляции роста, показывающие не только морфологическое, но и анатомическое сходство строения проростков с признаками естественной и искусственной карликовости. Эти нарушения корреляции роста, по-видимому, вызываются действием ИУК.

Как известно, низкие концентрации ИУК ускоряют, а более высокие тормозят рост. Эту особенность Тиман назвал двухфазностью действия. Однако мы полагаем более правильным обозначить ее как гетероэнергидность,[1] т. е. различие в характере действия. При этом реакции различных органов и тканей на одни и те же концентрации ИУК различны (Thimann, 1937; Åberg, 1957; Heijnowicz, 1968; Heijnowicz, Erickson, 1968; Vasil, 1972). В нашем случае ИУК тормозит рост гипокотиля, но стимулирует рост семядолей и эпикотиля, а также стимулирует заложение почек.

У зародышей клена татарского большую роль в возникновении ненормальностей роста играет неравномерное распределение ИУК в различных частях зародыша. Так, Е. Н. Полякова (1970) показала, что около 80% всей ИУК зародыша локализованы в его оси, в то же время содержание ее в семядолях сравнительно невелико. Большую роль в возникновении ненормальностей роста, очевидно, играет также затрудненный отток ИУК из оси зародыша (вследствие слабой дифференциации ее тканей у зародышей, не прошедших полностью стратификации). Согласно имеющимся в литературе сведениям, ростовые вещества, в том числе индольные соединения, перемещаются по дифференцированным тканям — отчасти по паренхиме, но главным образом по проводящим элементам (Laibach, Fishnich, 1936, 1937; Went, Thimann, 1937; Зёдинг, 1955, и др.).

В силу указанных причин у зародышей, извлеченных из покоящихся нестратифицированных и неполностью стратифицированных семян, семядоли, эпикотиль и зона семядольного узла способны к росту, а рост гипокотиля блокирован. Дифференциация тканей зародыша клена, которая происходит в конце периода стратификации, обеспечивает перемещение

---

[1] От греческих слов χετερος — различный и ενεργος — действующий.

ИУК и снижение ее содержания в гипокотиле и зачатке корня, тем самым способствуя прорастанию семян и последующему нормальному росту проростка.

Большой интерес представляют опухолевидные образования, формирующиеся у проростков клена татарского. Они нередко морфологически сходны с различными образованиями, возникающими на растениях (каллюсы, галлы, бактериальные, вирусные и другие опухоли). В частности, внешне они напоминают каллюсы. Однако анатомические исследования показали, что лишь первый этап возникновения каллюса — образование паренхимного нароста (Слепян, 1962) — имеет сходство с обнаруженными нами опухолями проростков. В дальнейшем в каллюсной ткани происходит структурная перестройка, связанная с ее меристематизацией и последующим формированием вторичной структуры (Первухина, 1945; Кренке, 1950). В отличие от каллюсов, дедифференциации опухолевидных образований у проростков клена не происходит, и никакого органообразования у них, как правило, не наблюдается.

Бактериальные, вирусные и генетические опухоли также отличаются от опухолевидных образований физиологических карликов клена татарского главным образом развитием проводящих тканей (Терехова, 1956). У терат и галлов преобладают вторичные ткани (Слепян, 1961; Бутенко, 1964; Борзова, 1967, и др.), не свойственные опухолям карликовых проростков.

У карликовых проростков формируются опухолевидные образования двух типов: одни — за счет пролиферации клеток, другие — благодаря радиальному растяжению клеток коры. Первые можно обозначить как собственно опухолевидные, а вторые — как «бульбовидные» образования. Собственно опухолевидные образования представлены массой беспорядочно расположенных паренхимных клеток и возникают в основном за счет пролиферации коровой ткани гипокотиля вблизи или на границе с его покоящейся частью. Бульбовидные образования характерны главным образом для IV типа физиологической карликовости и возникают под влиянием обработки ИУК. Такие образования на корнях различных растений описаны в литературе (Холодный, 1939; Levan, 1938, 1939; Burström, 1950, 1969; Зёдинг, 1955; Иванов, 1966; Brennan, 1970, и др.). В. Б. Иванов (1966) показал, что их возникновение вызвано не делением клеток, а изменением направления роста меристематических клеток, переходящих в стадию растяжения. Бульбовидные образования иногда наблюдаются и у проростков с естественной физиологической карликовостью, при этом опухоль имеет характер местного утолщения.

То, что гормональные нарушения и, в частности накопление больших количеств ИУК, являются причиной ненормального разрастания растительных тканей, известно давно (Thimann, 1936a; Boysen-Jensen, 1948, и др.). Образование различного рода опухолей вызывается и обработкой различных органов растения (а также зародышей) ИУК или другими ростовыми веществами (Laibach, 1933; Холодный, 1939; Werckmeister, 1962; Raghavan, 1964; Артамонов и Артамонова, 1969, и др.).

Пока нет достаточных данных, чтобы говорить о конкретных причинах возникновения различных опухолевидных образований под влиянием ИУК. Н. А. Максимов (1958) одной из причин образования опухолей считает способность индолил-уксусной кислоты вызывать приток пластических веществ. Возможно, что у карликовых проростков клена татарского ИУК способствует притоку различных метаболитов в область, пограничную с покоящейся частью оси.

Исходя из наблюдений за развитием проростков, литературных данных о содержании в зародыше ИУК и наших анатомических исследований, мы попытались представить возможный механизм возникновения физиологической карликовости (рис. 2) при проращивании изолированных зародышей. Первой реакцией на удаление покровов семени является рост семядолей, которые не содержат избыточного количества ИУК. Начинающиеся в семядолях процессы метаболизма приводят постепенно к дифференциации основной и проводящих тканей в семядолях и семядольном узле. В гипокотиле присутствие большого количества ИУК препятствует дифференциации тканей и, следовательно, оттоку ИУК. Поэтому гипокотиль не трогается в рост и возникает резкая граница между ним и растущей частью зародыша (семядолями и семядольным узлом), что характеризует физиологическую карликовость I типа. Возникновение физиологической карликовости II типа объясняется тем, что в некоторых случаях дифференциация основной и проводящих тканей либо распространяется несколько ниже семядольного узла, что способствует оттоку ИУК из верхней части гипокотиля, либо этот отток становится возможным по какой-то другой причине. Гипертрофическое разрастание гипокотиля говорит, по-видимому, о том, что здесь постепенно устанавливаются стимулирующие рост концентрации ИУК.

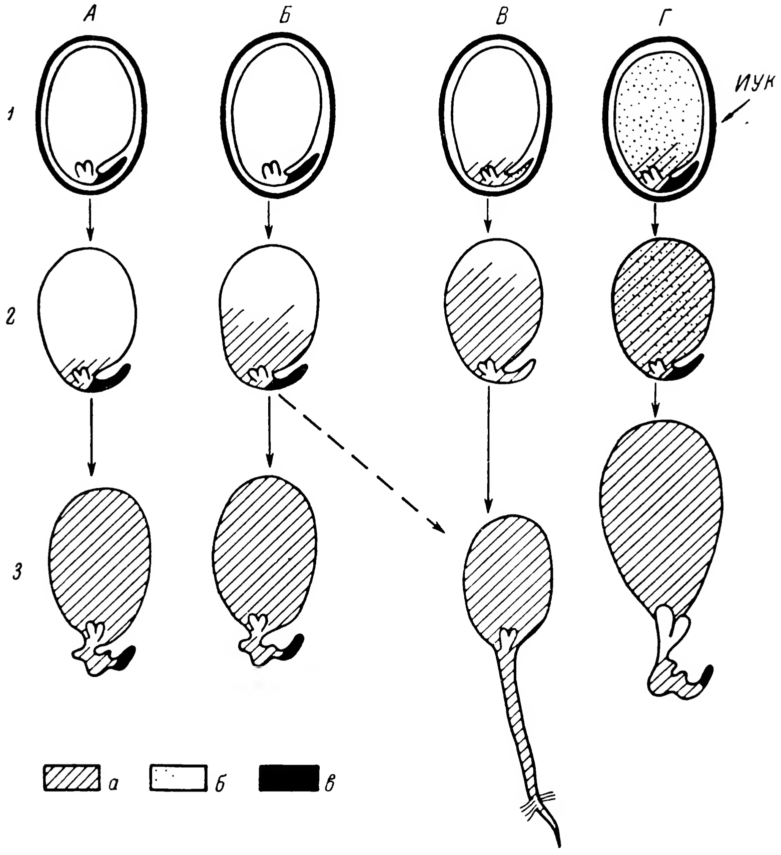


Рис. 2. Схема возникновения физиологической карликовости зародышей *Acer tataricum* L.

А — набухшие покоящиеся семена; *Б* — семена после частичной стратификации при 0—3°; *В* — семена после почти полной стратификации; *Г* — то же, но обработанные ИУК: *1* — семена с неповрежденными покровами; *2* — зародыши, извлеченные из семян; *3* — проростки, развившиеся из этих зародышей; *а* — дифференциация тканей; количество ИУК: *б* — мало, *в* — много.

У зародышей, в которых процессы стратификации прошли более полно, дифференциация тканей распространяется дальше и гипокотиль освобождается от излишнего количества ИУК. В результате этого образуется нормальный проросток.

Физиологическая карликовость вызванная экзогенной ИУК, возникает сходным образом. Большее разнообразие признаков у проростков с искусственной физиологической карликовостью по сравнению с естественной связано, вероятно, с чрезмерно высокой концентрацией раствора ИУК, использованного нами для обработки семян. Это разнообразие зависит также от различий в состоянии зародышей в пределах одной партии семян и, следовательно, от различий в темпах прохождения стратификации, что в свою очередь определяет содержание нативной ИУК и степень дифференциации тканей зародыша в момент обработки. У семядолей, содержащих мало эндогенной ИУК, обработка ею, как правило, стимулирует их рост и зеленение; одновременно происходит разрастание их черешков и заложение почек. В то же время увеличение содержания ИУК в зародышевой оси под влиянием обработки приводит к различным результатам. Искусственная физиологическая карликовость I типа возникает у зародышей, у которых готовность к прорастанию мала. Добавление ИУК приводит к резкому увеличению ее концентрации во всей зародышевой оси, в результате чего последняя вообще не трогается в рост. Проростки с признаками искусственной физиологической карликовости II типа формируются из зародышей, у которых начались процессы дифференциации в верхней части оси и концентрация ИУК здесь, вероятно, уже снижена. Добавление ИУК стимулирует рост семядолей и верхней части оси, но тормозит рост нижней части зародышевой оси, не имеющей дифференцированных тканей.

Анатомо-морфологические особенности проростков с признаками II и III типов физиологической карликовости во многом сходны, однако у последних наряду с торможением роста зародышевой оси в ее верхней, растущей части происходит образование придаточных корней. Стимуляция образования боковых корней ауксинами неоднократно отмечалась в литературе (Thimann, 1936б; Levan, 1939; Street, 1966; Xhaufflaire, Gaspar, 1968; Vasil, 1972, и др.).

В тех случаях, когда зародыш по степени дифференциации его тканей и содержанию ИУК готов к прорастанию, внесение экзогенной ИУК уже не может задержать рост гипокотиля и корня. У таких проростков обработка ИУК вызывает иные ненормальности, в частности происходит утолщение гипокотиля и корня в результате радиального растяжения клеток (IV тип), т. е. формирование «бульбовидных» образований.

Итак, мы видим, что могут быть два типа реакций клеток на ИУК. В меристематической зоне ИУК вызывает усиленную пролиферацию клеток с образованием опухолей без последующей дифференциации и специализации тканей. При действии ИУК на клетки гипокотиля или корня, переходящие в фазу растяжения, происходит нарушение полярности их роста и, как следствие этого, радиальное разрастание, не сопровождающееся митозами. Реакция растущих клеток на ИУК неспецифична, такая реакция может быть вызвана и некоторыми другими веществами. Это показано разными исследователями на корнях различных растений, а также на зародышах клена ясенелистного, не имеющего периода покоя (Николаева и др., 1969). В ряде случаев у проростков клена татарского в одном и том же структурном образовании можно наблюдать сочетание обоих типов реакции клеток на ИУК.

Таким образом, анатомо-морфологический анализ показал, что ненормальности роста зародышей клена татарского, вызываемые обработкой ИУК, сходны с явлениями, характерными для естественной физиологической карликовости. Это позволяет предположить, что они имеют общую природу. И естественная, и искусственно вызванная физиологическая карликовость являются следствием нарушения корреляций роста, вызываемого у первых эндогенной, а у вторых — экзогенной ИУК. Эти нарушения роста возникают вследствие различного характера действия ИУК, ее неравномерного распределения в зародыше и различий в степени дифференциации его тканей в покоящихся семенах. Полученные данные представляют еще одно подтверждение гипотезы гормональной регуляции покоя семян, в частности представления о важной роли ИУК в торможении прорастания семян, а также в явлении физиологической карликовости их зародышей.

ЛИТЕРАТУРА

Артамонов В. И., Г. М. Артомонова. (1969). Некоторые особенности опухолей у фасоли, индуцированных 2, 4 Д. Физиол. раст., 16, 3. — Борзова И. А. (1967). Патологоанатомические изменения вегетативных органов кукурузы, пораженной пузырчатой головней. Научн. докл. высш. школы, сер. Биол. науки, 1. — Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — Далецкая Т. В. (1963). О возможных причинах физиологической карликовости зародышей. Бот. ж., 48, 9. — Заборовский Е. П., Н. Н. Варасова. (1959). Биология прорастания семян ясеня обыкновенного и условия подготовки к посеву. В сб. работ по лесному хозяйству, 3. — Заборовский Е. П., Н. Н. Варасова. (1961). Прорастание семян калины и гордовины. Бот. ж., 46, 8. — Зёдинг Г. (1955). Ростовые вещества растений. — Иванов В. Б. (1966). Влияние хлорамфеникола на образование утолщений на корнях, вызванных α-нафтилуксусной кислотой (НУК), 6-бензиламинопурином и колхицином. ДАН СССР, 167, 5. — Иванова И. А. (1969). О биологии прорастания семян пионов. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 74. — Коломиец И. А., Т. М. Парфенова, Е. В. Теплицкая. (1970). Роль физиологически активных веществ в покое и прорастании семян персика. Физиол. раст., 17, 1. — Кренке Н. П. (1950). Регенерация растений. — Крокер В. (1950). Рост растений. — Лодкина М. М., А. И. Ляшук, М. Г. Николаева. (1971). Анатомические изменения зародыша *Acer tataricum* L. при созревании и в процессе стратификации семян (к вопросу о механизме прорастания семян). Бот. ж., 56, 3. — Любченко В. М. (1959). О культуре изолированных зародышей. Научн. докл. высш. школы. Лесоинж. дело, 2. — Ляшук А. И. (1972). Анатомия зародышей *Acer tataricum* L. и *Fraxinus excelsior* L. в процессе стратификации семян. Автореф. канд. дисс. — Максимов Н. А. (1958). Краткий курс физиологии растений. — Мустафаев И. Д. (1939). Ускоренный метод определения всхожести семян плодовых культур. — Николаева М. Г. (1950). О прорастании зародышей семян бересклета европейского. ДАН СССР, 71, 1. — Николаева М. Г. (1959). Биология прорастания семян бересклета. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 13. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Николаева М. Г., Т. В. Далецкая. (1963). Изучение физиологически активных веществ покоящихся семян. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 16. — Николаева М. Г., Т. В. Далецкая, Е. Н. Полякова. (1969). О гормональной природе глубокого покоя семян. В сб.: Биохимия иммунитета и покоя растений. — Николаева М. Г., Е. Н. Полякова, В. А. Царькова. (1968). Обнаружение растительного гормона дормина в покоящихся семенах. Бот. ж., 53, 7. — Первухина Н. В. (1945). Материалы к выяснению закономерностей развития каллюса. Сов. бот., 2. — (Полякова Е. Н.) Poljacova E. N. (1970). An investigation of IAA content in the seeds of *Acer tataricum* L. Intern. symp. on seed physiol. of woody plants (Kórnik, 3—8 sept., 1968). — Рысина Г. П. (1969). О прорастании семян и развитии всходов у некоторых лютиковых. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 74, — Слепян Э. И. (1961). О структурных сходствах галлов и каллюсов. ДАН СССР, 136, 1. — Слепян Э. И. (1962). Номенклатура и классификация вызываемых членистоногими галлов и почковых тератозов в связи с их местом среди патологических явлений. Бот. ж. 47, 5. — Терехова Н. А. (1956). Новое об опухолях растений. Усп. совр. биол., 61. 2. — Холодный Н. Г. (1939). Фитогормоны. — Åberg B. (1957). Auxins relations in roots. Ann. Rev. Plant Physiol., 8. — Barton L. (1944). Some seeds showing special dormancy. Contr. B-Th. Inst., 13, 6. — Boysen-Jensen P. (1948). Formation of galls by Mikiola fagi. Physiol. Plant., 1, 1. — Brennan J. R. (1970). Colchicine induced microtubule degradation the basis of C-tumor formation in *Phleum pratense*. Phytomorphology, 20, 3. — Bulard C., J. Monin. (1963). Etude du comportement d'embryons de *Fraxinus exelsior* L. prélevés dans des graines dormantes et cultivés in vitro. Fyton, 20, 2. — Burström H. G. (1950). Studies on growth and metabolism of roots. IV. Positive and negative auxin effects on cell elongation. Physiol. Plant., 3, 3. — Burström H. G. (1969). Influence of the tonic effect of gravitation and auxin on cell elongation and polarity in roots. Amer. J. Bot., 56, 7. — Côme D. (1967). L'inhibition de germination des grains de pommier (*Pyrus malus* L.) non dormantes. Role possible des phénols tégumentaires. Ann. Sci. Nat. Bot. et Biol. végét., 8, 3. — Davis L. D. (1939). Size of aborted embryos in the Phillips cling peach. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 37. — Flemion F. (1956). Effect of temperature, light and nutrients on physiological dwarfing in peach seedlings. Plant Physiol., 31, Suppl. — Flemion F. (1959). Effect of temperature, light and gibberellic acid on stem elongation and leaf development in physiologically dwarfed seedlings of peach and rhodotypos. Contr. B-Th. Inst., 20, 1. — Haber A. (1967). An examination of the concepts of «dormancy» and «germination» from studies with lettuce seeds. Physiol., Öcol. und Bioch. der Keimung, 1. — Hejnowicz Z. (1968). Studies on the inhibitory action of auxin on root growth. Acta Soc. Bot. Polon., 27, 3. — Hejnowicz Z., R. O. Erickson. (1968). Growth inhibition and recovery in roots following temporary treatment with auxin. Physiol. Plant., 21, 2. — Laibach F. (1933). Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideenpollinien. Ber. deutsch. Bot. Ges., 51, 8. — Laibach F., O. Fischnich. (1936). Die Wuchsstoffleitung in der Pflanze. I. Planta, 25, 4. — Laibach F., O. Fischnich. (1937). Die Wuchsstoffleitung in der Pflanze. II. Planta, 26, 1. — Ledbetter M. C. (1959). Anatomical and morphological comparisons of normal and physiologically dwarfed seedlings of *Rhodotypos tetrapetala* and

Prunus persica. Contr. B-Th. Inst., 20, 8. — Levan A. (1938). The effect of colchicin on root mitoses in *Allium*. Hereditas, 24, 4. — Levan A. (1939). Cytological phenomena connected with root swelling caused by growth substances. Hereditas, 25, 1. — Raghavan V. (1964). Interaction of growth substances in growth and organ initiation in the embryos of *Capsella*. Plant Physiol., 39, 5. — Rémy P. (1961). Recherches physiologiques sur la maturation des graines d'arbres fruitiers a noyau. Ann. Amélior. Pl., II, 2. — Street H. E. (1966). The physiology of root growth. Ann. Rev. Plant Physiol., 17. — Thévenot C., D. Côme. (1971). Germination des embryons de pommier (*Pyrus malus* L.) dormants amputés d'une partie plus ou moins importante de leurs cotylédons. C. R. Acad. Sci., 272, 9. — Thimann K. V. (1936a). On the physiology of the formation of nodules on legume roots. Proc. Nat. Acad., Sci., 22, 8. — Thimann K. V. (1936б). Auxins and the growth of roots. Amer. J. Bot., 23, 8. — Thimann K. V. (1937). On the nature of inhibitions caused by auxin. Amer. J. Bot., 24, 7. — Vasil J. K. (1972). Hormonal control of cell division and differentiation in vitro. Biohem. J., 128, 1. — Went F. W., K. V. Thimann. (1937). Phytohormones. — Werckmeister P. (1962). Über embryonales Wachstum ausserhalb des Samens, Keimung und Keimverzug. Untersuchungen an Bastardsamen und Embryonen der Gattung *Iris*. L. Biol. Zblt., 81, 6. — Xhaufflaire A., T. Gaspar. (1968). Les cytokinins. L'anné biol., 4, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 22 VI 1973.

SUMMARY

On the basis of anatomical and morphological analysis of the abnormal growth of embryos isolated from dormant maple seeds (*Acer tataricum* L.) two types of physiological dwarfing have been found. The treatment of the stratified embryos with β-indolylacetic acid (IAA) is usually followed by the appearance of artificial dwarfing, in most cases similar to the natural one. In both cases no growth of the embryo root and of the hypocotyl or its lower part was observed. The cotyledons, the epicotyl and the upper part of hypocotyl alone were enlarged. Such disturbance in growth correlation is assumed to be connected with the diversity in patterning of the IAA action, which depends on its concentration and tissues' specificity. The main amount of IAA is localized in hypocotyl. When such embryos are put for germination, the differentiation of tissues does not yet occur, hence, the IAA transport is prevented and the embryo growth is inhibited. At the same time low IAA concentration in cotyledons (and in cotyledon node) stimulates their growth.

ТОМ 59 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1974, № 1

УДК 581.331.1 : 582.684.2

И. А. Чабан и М. С. Яковлев

ЭМБРИОЛОГИЯ *RESEDA LUTEA* L. I. МЕГАСПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

I. A. CHABAN AND M. S. YAKOVLEV. THE EMBRYOLOGY OF *RESEDA LUTEA* L. I. MEGASPOROGENESIS AND DEVELOPMENT OF EMBRYO-SAC

Приводятся новые данные по мегаспорогенезу и развитию зародышевого мешка у *Reseda lutea* L. Впервые применена окраска препаратов процитоновыми красителями. Мегаспороцит образуется в результате периклинального деления апикальной клетки нуцеллуса и вступает в длительное профатическое состояние. Его сестринская клетка делится еще раз, образуя две кроющие клетки. Мегаспорогенез заканчивается образованием триады. Ее халазальная клетка становится гаметоцитом или материнской клеткой моноспорического зародышевого мешка. У клеток апикальной части эпидермиса нуцеллуса ослизняются оболочки и постепенно дегенерируют протопласты. К моменту оплодотворения полости этих клеток заполняются слизью, состоящей в основном из полисахаридов пектиновой природы. Ослизнение эпидермальных клеток нуцеллуса играет, по-видимому, важную роль в процессе оплодотворения. После оплодотворения у зиготы наблюдается длительный период покоя в отличие от первичного ядра эндосперма. К началу первого деления зиготы число ядер эндосперма достигает 64. Для *R. lutea* характерно раннее появление хлоропластов в халазальной и микропилярной зонах эндосперма.

К числу малоизученных проблем эмбриологии растений относятся процессы дифференциации спорогенных клеток и их развитие. Здесь исследователь имеет дело с конечными звеньями онтогенеза, когда на смену вегетативным процессам приходят репродуктивные, конечным звеном которых являются половые элементы. Новый цикл онтогенеза при амфимиксисе начинается с образования зиготы, а в случае апомиксиса — с обособления вегетативной нередуцированной проэмбриональной клетки.

Изучение процессов образования спороцитов и развития зародышевых мешков *Reseda lutea* L. представляет значительный интерес вследствие наличия хлорофилла в зародыше и проэндосперме.

Впервые широкое изучение наличия или отсутствия хлорофилла в зародышах было проведено в лаборатории эмбриологии растений Ботанического института АН СССР (Ленинград) (Яковлев и Жукова, 1968, 1971, 1973; Яковлев, 1969). Установлено, что хлорофиллоносность зародышей — явление широко распространенное среди покрытосеменных. Оно характеризует генетические связи между таксонами и поэтому может быть привлечено к решению многих спорных вопросов систематики и филогении. По этому признаку все цветковые растения были разбиты на две большие группы: хлороэмбриофиты и лейкоэмбриофиты.

Reseda lutea относится к группе хлороэмбриофитов и характеризуется наличием зеленых пластид не только в клетках зародыша, но и в цитоплазме свободноядерного проэндосперма. В силу этих особенностей эмбриологии резеды представляется интересным изучение ее мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка и образования проэмбриональных структур. Этому и посвящена данная статья.

Эмбриология представителей сем. *Resedaceae* исследовалась в разное время. Первые литературные сведения о строении семяпочки *Reseda* *lutea* L. встречаются в сводке Гофмейстера (Hofmeister, 1858). Он одним из первых обратил внимание на особенности строения и форму нуцеллуса и зародышевого мешка. Гиньяр (Guignard, 1900) описал развитие интегументов и двойное оплодотворение. Развитие зародышевых мешков и семян было изучено Хенигом (Hennig, 1930) у ряда видов *Reseda*. П. Ф. Оксиюк (1935а, б, 1937) провел сравнительно-эмбриологическое и цитологическое исследование сем. *Resedaceae* с целью установления филогенетических связей внутри семейства. Этим же вопросам была посвящена работа Эйгсти (Eigsti, 1935). Суэж (Soueges, 1935) описал эмбриогенез у *R. luteola* L., а Лебег (Lebegue, 1952) — у *R. lutea* L. Этими сравнительно немногочисленными исследованиями и исчерпываются в основном знания по эмбриологии резеды.

Материал и методика

Материал для исследования собирался на территории Ботанического института АН СССР (Ленинград) в питомнике лекарственных растений. Завязи и выделенные на более поздних стадиях развития семяпочки фиксировались по Навашину, Левитскому, а также фиксатором FAA и 3%-м раствором глютаральдегида по методике Федера и О'Брайна (Feder a. O'Brien, 1968). Препараты окрашивались генциан-виолетом с подкраской оранжем «G» в гвоздичном масле по Ньютону, гематоксилином по Делафильду, кислым фуксином по Фёльгену с подкраской алциановым синим, а также процоновыми красителями по методике В. Б. Иванова и Т. К. Литинской (1967). Кроме того, проводилось исследование на живом материале для определения динамики накопления хлоропластов и крахмала в разных частях семяпочки. В этих целях семяпочки разрезались пополам и помещались в каплю 3%-го раствора сахара, слегка подкрашенного генциан-виолетом.

Мегаспорогенез

Семяпочки у резеды закладываются в виде меристематических бугорков на осевой плаценте, сросшейся со стенкой открытой завязи. «Это единственный случай среди покрытосеменных, где завязь не вполне замкнутая, полуоткрытая, она возвращает нас как бы к прототипу цветковых растений» — отмечает Н. И. Кузнецов (1936 : 345) в своей книге «Введение в систематику цветковых растений». В точке роста цветочного побега семяпочки и тычинки закладываются последними. Гистогенная дифференциация семяпочки начинается очень рано. Еще до закладки первого, внутреннего, интегумента в конусе нарастания нуцеллуса под его эпидермисом можно выделить апикальную клетку (рис. 1, *1*). Последняя делится периклинально и образует две клетки — собственно апикальную и субапикальную (рис. 1, *2*), значительно превосходящую по своим размерам сестринскую. Этот момент можно считать началом обособления мегаспороцита, поскольку у субапикальной клетки приостанавливается процесс деления и она вступает в длительное профатическое состояние, в то время как апикальная клетка снова делится. Возникают две париетальные, или кроющие, клетки над материнской клеткой мегаспор (рис. 1, *3*). Последняя, как указывалось в одной из наших работ (Яковлев, 1951), как бы выключается из общего цикла развития, присущего всем остальным клеткам семяпочки, и приобретает качественно новые особенности; при этом резко меняется и характер следующего деления, приобретая своеобразные черты, присущие редукционному делению (стр. 257). По сути дела любая приостановка в делении меристематической клетки является первым признаком ее функциональной перестройки. При этом в одних случаях возникают материнские клетки мега- и микроспор, в других — исходные клетки трихобластов, прокамбиальных элементов, клеток выделительных систем и т. д. Но в отличие от всех других клеток, ставших на путь функциональной перестройки, у материнских клеток мегаспор

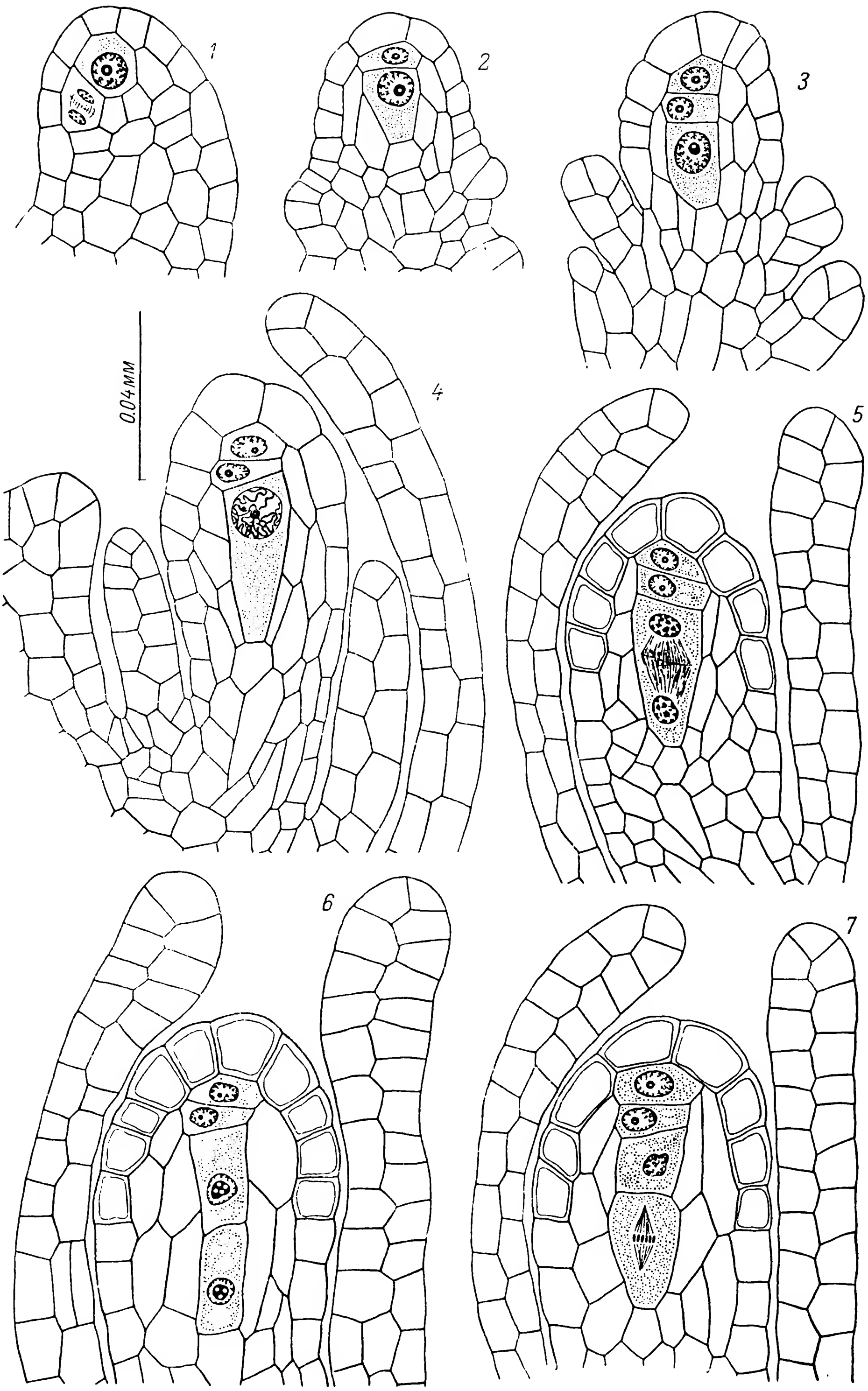


Рис. 1. Мегаспорогенез у *Reseda lutea* L.

1 — точка роста семяпочки, апикальная клетка; *2* — закладка интегументов и образование париетальной клетки; *3* — начало дифференциации мегаспороцита с двумя кроющими клетками; *4* — мегаспороцит в профазе и две кроющие клетки; *5* — 1-е деление мегаспороцита, начало образования диады; *6* — диада; *7* — метафаза мейоза в базальной клетке диады; *8* — образование триады; *9* — гаметоцит—материнская клетка зародышевого мешка; *10* — двухъядерный ценоцит.

способность к ограниченному делению хотя и не утрачивается, но оно замыкается в рамки мейоза; это приводит к образованию гаметоцитов — исходных клеток для образования половых элементов. Одновременно с дифференцировкой материнской клетки мегаспор, идут закладка и развитие внутреннего и наружного интегументов (рис. 1, *2—4*). К моменту образования исходной клетки зародышевого мешка (гаметоцита) заканчи-

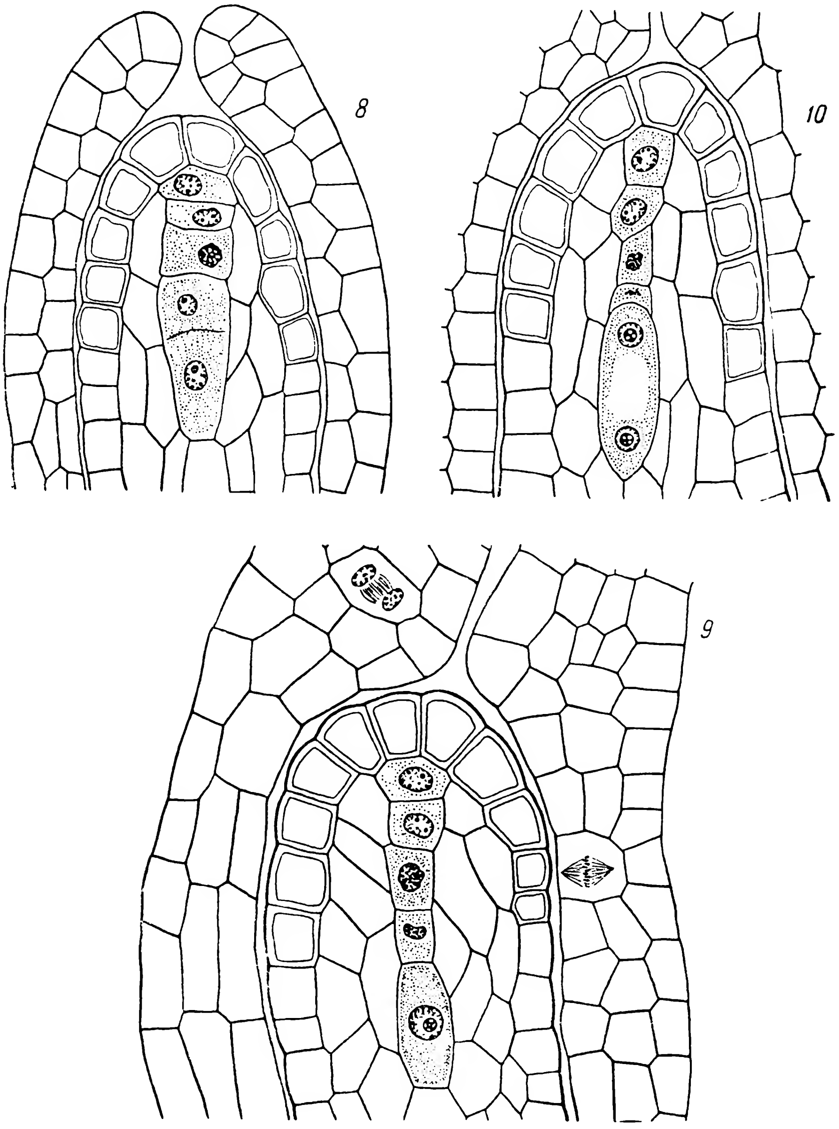


Рис. 1 *(продолжение)*.

вается формирование семяпочки. Интегументы, облекающие нуцеллус, смыкаются.

Зрелая семяпочка у *Reseda lutea* L. ана-амфитропная, по классификации М. И. Савченко (1973), тенуинуцеллятная, двупокровная. Внутренний интегумент трехслойный, но у вершины нуцеллуса он становится многослойным. Микропиле изогнутое, экзостом расположен под углом к эндостому. Внешний интегумент всегда двухслойный (рис. 2, *б—в*). Такова морфология семяпочки, в которой протекают основные генеративные процессы, связанные со спорогенезом, гаметогенезом, половым процессом и эмбрио- и эндоспермогенезом. Все указанные выше процессы носят специфический характер и протекают эндогенно в глубине семяпочки — в нуцеллусе — под покровом интегументов.

У покрытосеменных спорогенная ткань, как известно, возникает в мега- и микроспорангиях, т. е. в семяпочке и пыльниках, которые являются производными репродуктивной почки побега. Исходя из этого, один из авторов (Яковлев, 1951) высказал следующую точку зрения. У покрытосеменных в отличие от других филогенетических ветвей растительного мира развитие репродуктивных органов непосредственно связано с гистогенезом конуса нарастания репродуктивного побега.

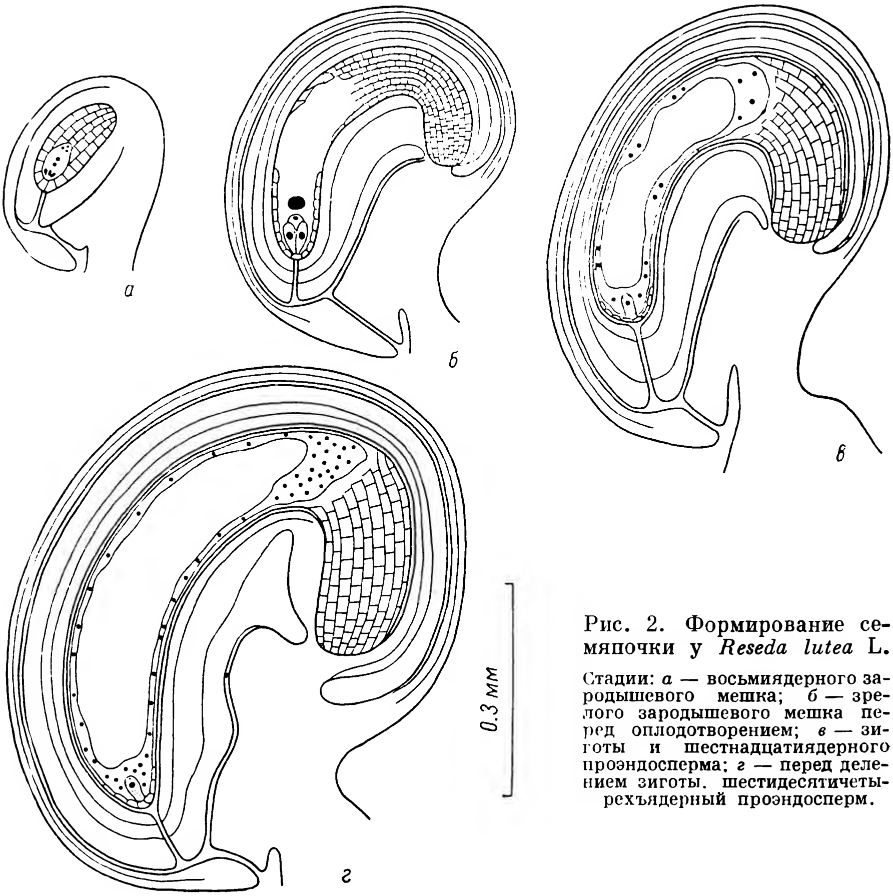


Рис. 2. Формирование семяпочки у *Reseda lutea* L.

Стадии: *а* — восьмиядерного зародышевого мешка; *б* — зрелого зародышевого мешка перед оплодотворением; *в* — зиготы и шестнадцатиядерного проэндосперма; *г* — перед делением зиготы. шестидесятичетырехъядерный проэндосперм.

Семяпочки и пыльники можно рассматривать как конечные звенья в процессе дифференциации точки роста побега. Эта исторически сложившаяся особенность присуща только покрытосеменным.

Материнская клетка мегаспор у *Reseda lutea* в результате 1-го мейотического деления формирует диаду из почти одинаковых по размерам и вытянутых в длину клеток (рис. 1, *6*). 2-е деление мейоза происходит только в нижней клетке диады, а верхняя обычно больше не делится и вскоре начинает дегенерировать. Таким образом, вместо обычной тетрады у *R. lutea*. как правило, образуется триада (рис. 1, *8*, *9*). Это отметил Хениг (Hennig, 1930), который предполагал, что возникает Т-образная тетрада. Мы, однако, не наблюдали картин, свидетельствующих о том, что верхняя клетка диады делится в поперечном направлении; к тому же она вытянута по оси нуцеллуса, а по правилу Гофмейстера-Гертвига веретено митотического аппарата не может ориентироваться в направлении наименьшего измерения клетки. Нижняя клетка триады становится материнской клеткой моноспорического зародышевого мешка. Две верхние клетки постепенно дегенерируют. Их деформированные ядра некоторое время видны на срезах в виде сильно окрашенных, неравной величины сгустков хроматина; верхний всегда крупнее (рис. 1, *9*, *10*).

Развитие зародышевого мешка

Зародышевый мешок вначале представляет собой двухъядерный ценоцит (рис. 3, *1*), который быстро разрастается,оттесняя дочерние мегаспоры и кроющие клетки. Одновременно идет дезинтеграция части клеток нуцеллуса, прилегающих к зародышевому мешку. Последующие деления ядер идут синхронно и приводят к формированию четырех-, а затем восьмиядерного зародышевого мешка нормального типа (рис. 3, *2*, *3*). Его внутренняя дифференциация происходит очень быстро и одновременно в микропилярном и халазальном концах.

В микропилярной группе первыми начинают дифференцироваться две синергиды, подавляя вначале развитие яйцеклетки, которая удлиняется несколько позже (рис. 3, *4*). Ядра синергид в этот период расположены в нижней части, а вакуоли сбоку. Полярные ядра отличаются крупными размерами. Они сближаются в верхней части зародышевого мешка около яйцевого аппарата. Антиподальный аппарат представлен тремя небольшими клетками, которые вскоре дегенерируют. В это время семяпочка анатропная и нуцеллус ее сравнительно небольшой (рис. 2, *а*).

Просматривая препараты с разными стадиями мегагаметогенеза, мы обратили внимание на одно существенное обстоятельство, ранее незамеченное исследователями. Дело в том, что эпидермис нуцеллуса в микропилярной части семяпочки состоит из крупных клеток с сильно утолщенными оболочками, хорошо окрашивающимися алциановым синим, а при использовании проционовых красителей они окрашиваются в ярко-красный цвет. Это позволяет сделать вывод, что с внутренней стороны оболочек этих клеток происходит отложение слизистых веществ. богатых кислыми полисахаридами пектиновой природы. В этом нас убеждают данные электронномикроскопических исследований Е. М. Бармичевой и М. Ф. Даниловой (1973), по гистохимии стенок клеток ризодермы *Raphanus sativus* L. Они показали, что наружный слой этих стенок состоит из нескольких слоев, различных по характеру отложений пектиновых веществ, трактуемых как преципитат кислых полисахаридов. Авторы отмечают, что ко времени полной дифференцировки клеток чехлика слизь в большом количестве выделяется не только в оболочку, но, что особенно важно, откладывается в полость клетки.

По данным А. Е. Васильева и М. А. Плиско (1971), у *Calendula officinalis* L. клетки интегументальной паренхимы, прилегающие к тапетуму, также секретируют слизь, которая откладывается в виде своеобразного широкого слоя ковнутри от первичной оболочки. В конце концов эти клетки отмирают и их полость целиком заполняется слизью.

Подобная картина наблюдается и в клетках эпидермиса нуцеллуса *R. lutea*. К моменту проникновения в нуцеллус пыльцевой трубки цитоплазма клеток эпидермиса почти полностью отмирает, а их полости заполняются слизистыми веществами. Эти клетки как колпачком покрывают микропилярную часть зародышевого мешка. По всей вероятности, они выполняют защитную функцию, обеспечивая оптимальные условия развития яйцевого аппарата благодаря способности удерживать воду. Кроме того, ослизненные эпидермальные клетки нуцеллуса играют, по-видимому, важную роль в процессе оплодотворения. Вследствие наличия слизистых веществ в клетках «колпачка», конец пыльцевой трубки может легко пройти между ними и, достигнув одной из синергид, излить в нее свое содержимое.

По мере роста зародышевого мешка окончательно дифференцируются и значительно увеличиваются в размерах все его элементы, за исключением антипод, которые разрушаются в период слияния полярных ядер. Полярные ядра сливаются вблизи яйцеклетки, образуя вторичное ядро

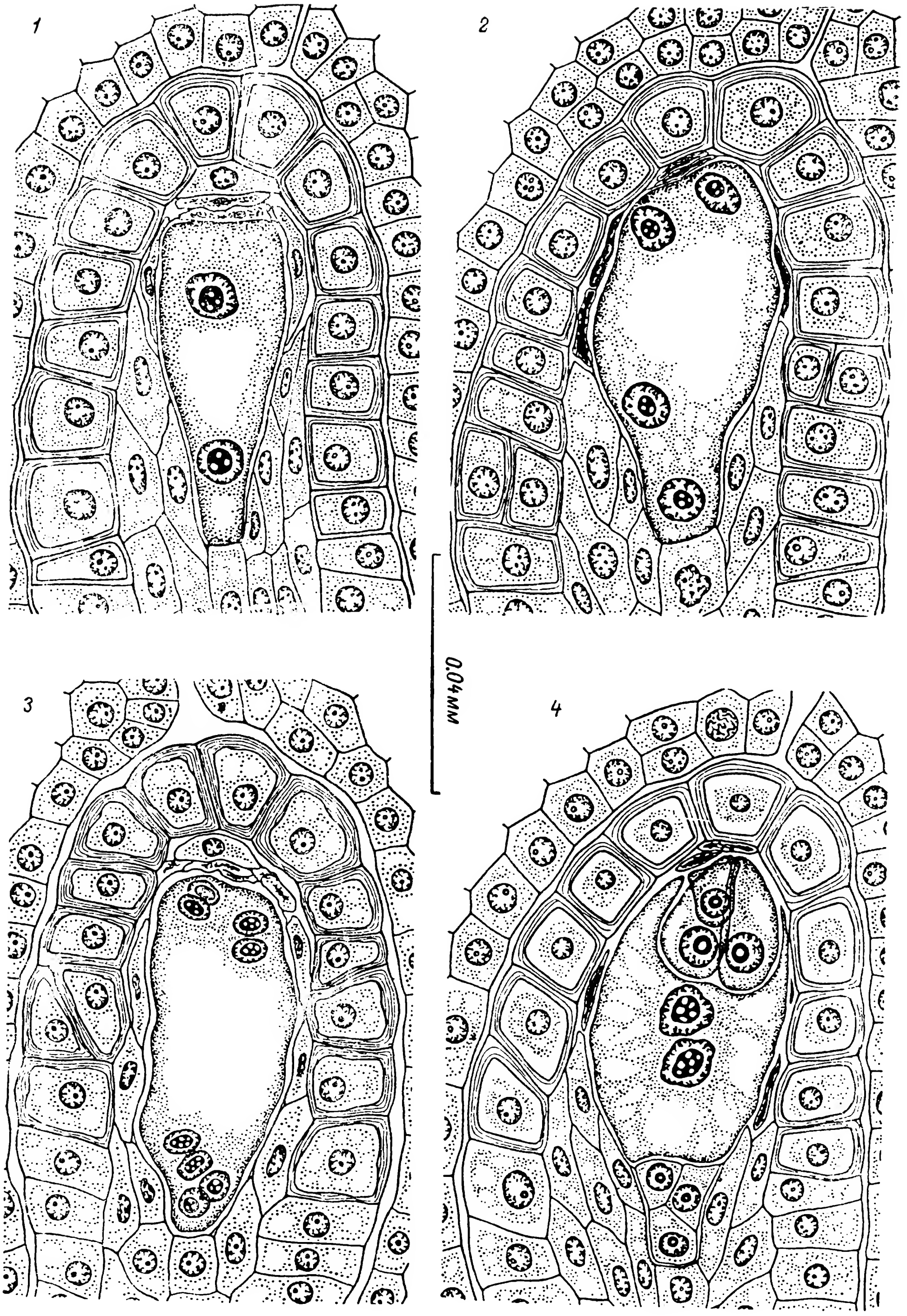


Рис. 3. Развитие зародышевого мешка у *Reseda lutea* L.

1 — двухъядерный зародышевый мешок; *2* — четырехъядерный; *3* — восьмиядерный; *4* — обособление клеток яйцевого аппарата и антипод;

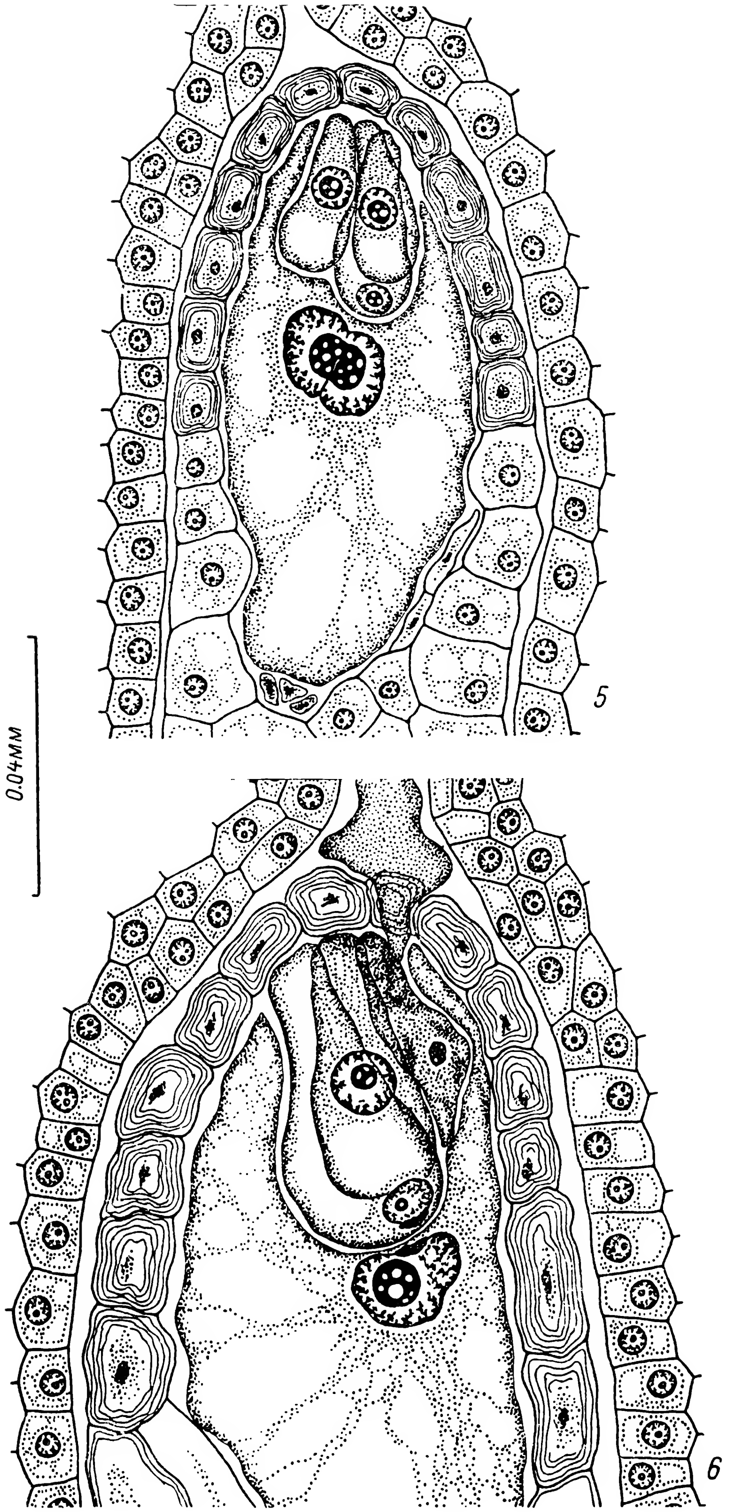


Рис. 3 (*продолжение*).
5 — слияние полярных ядер; 6 — оплодотворение;

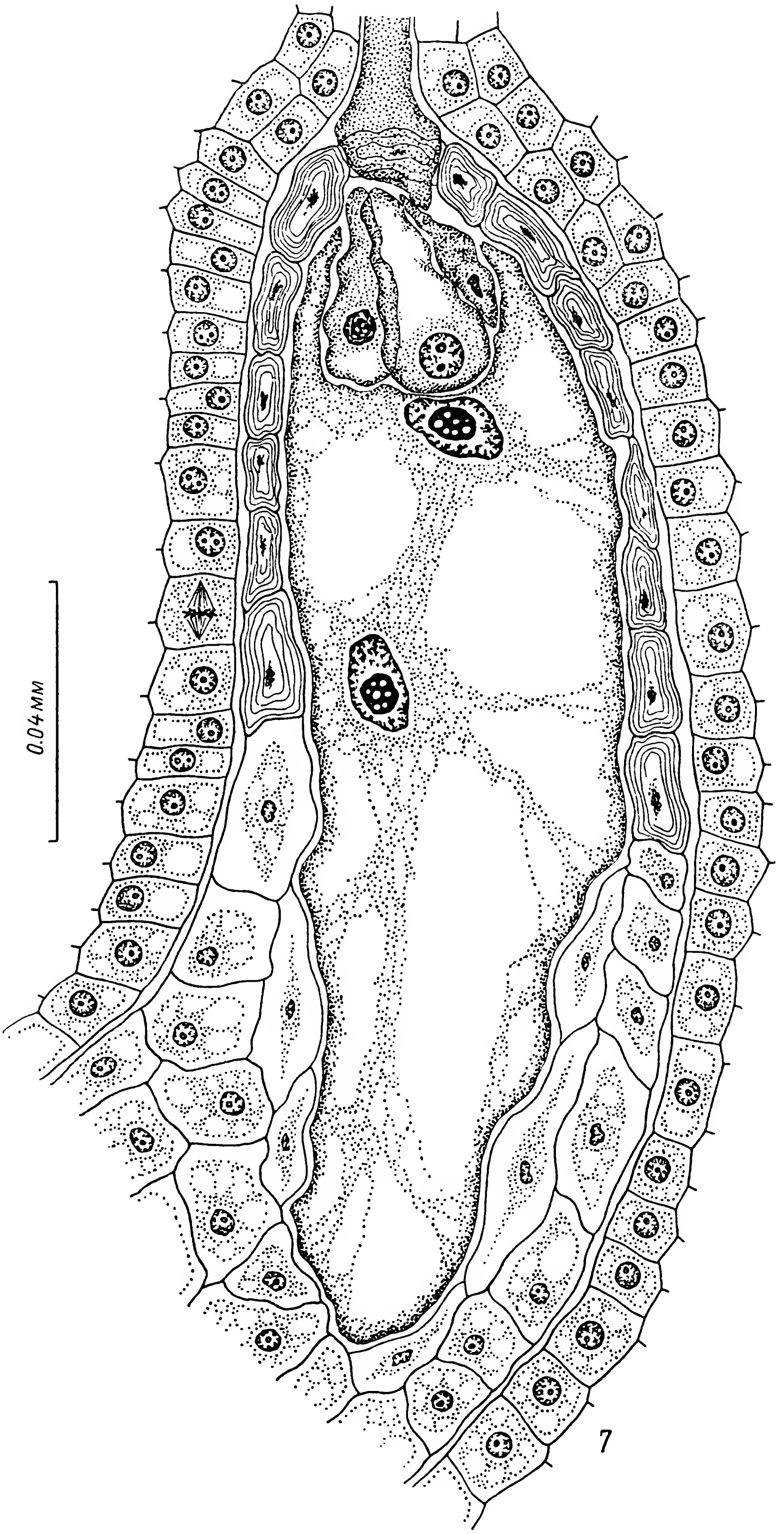


Рис. 3 (*продолжение*).

7 — зигота и двухъядерный проэндосперм;

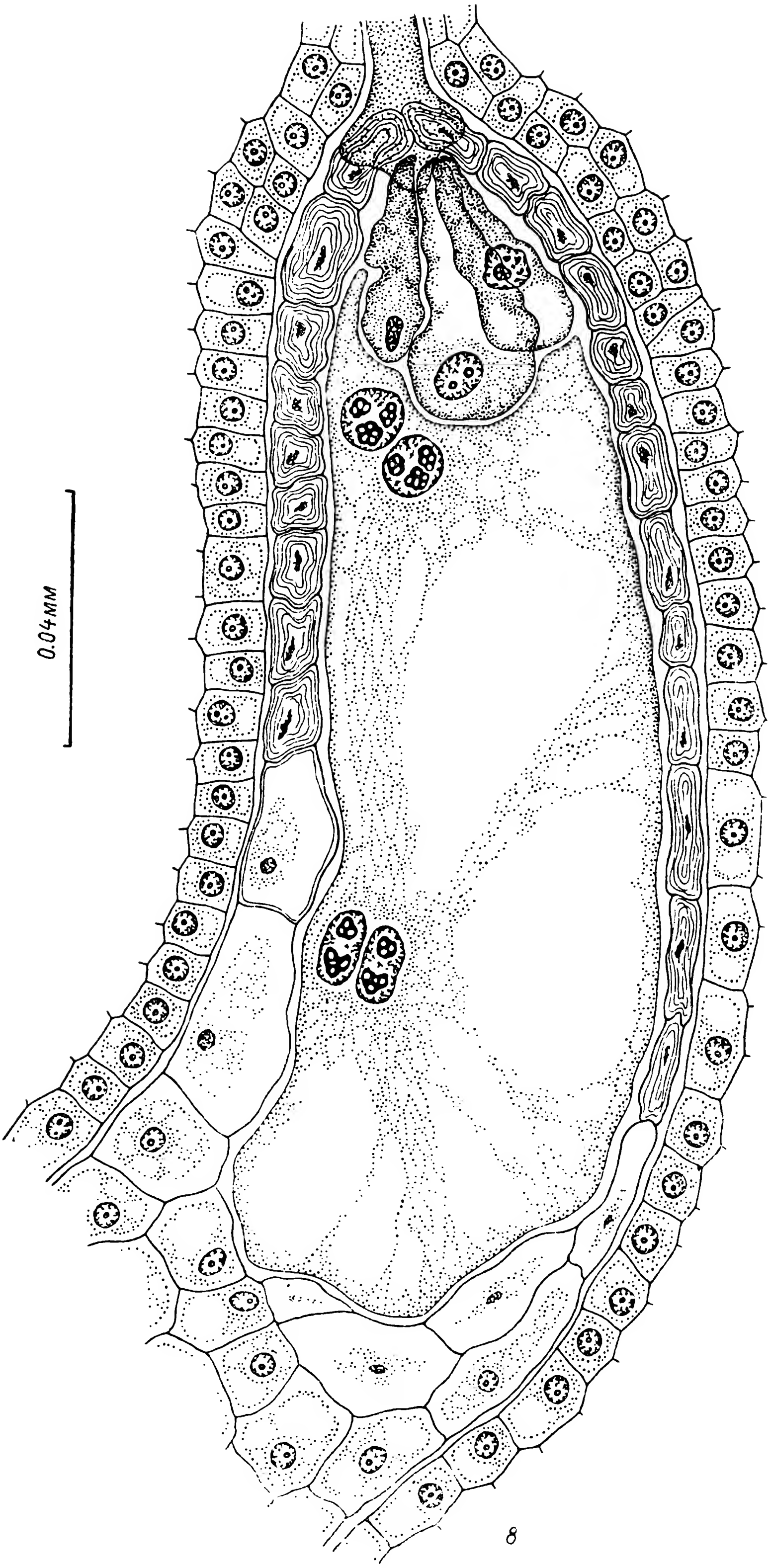


Рис. 3 (*продолжение*).
8 — покоящаяся зигота и четырехъядерный проэндосперм;

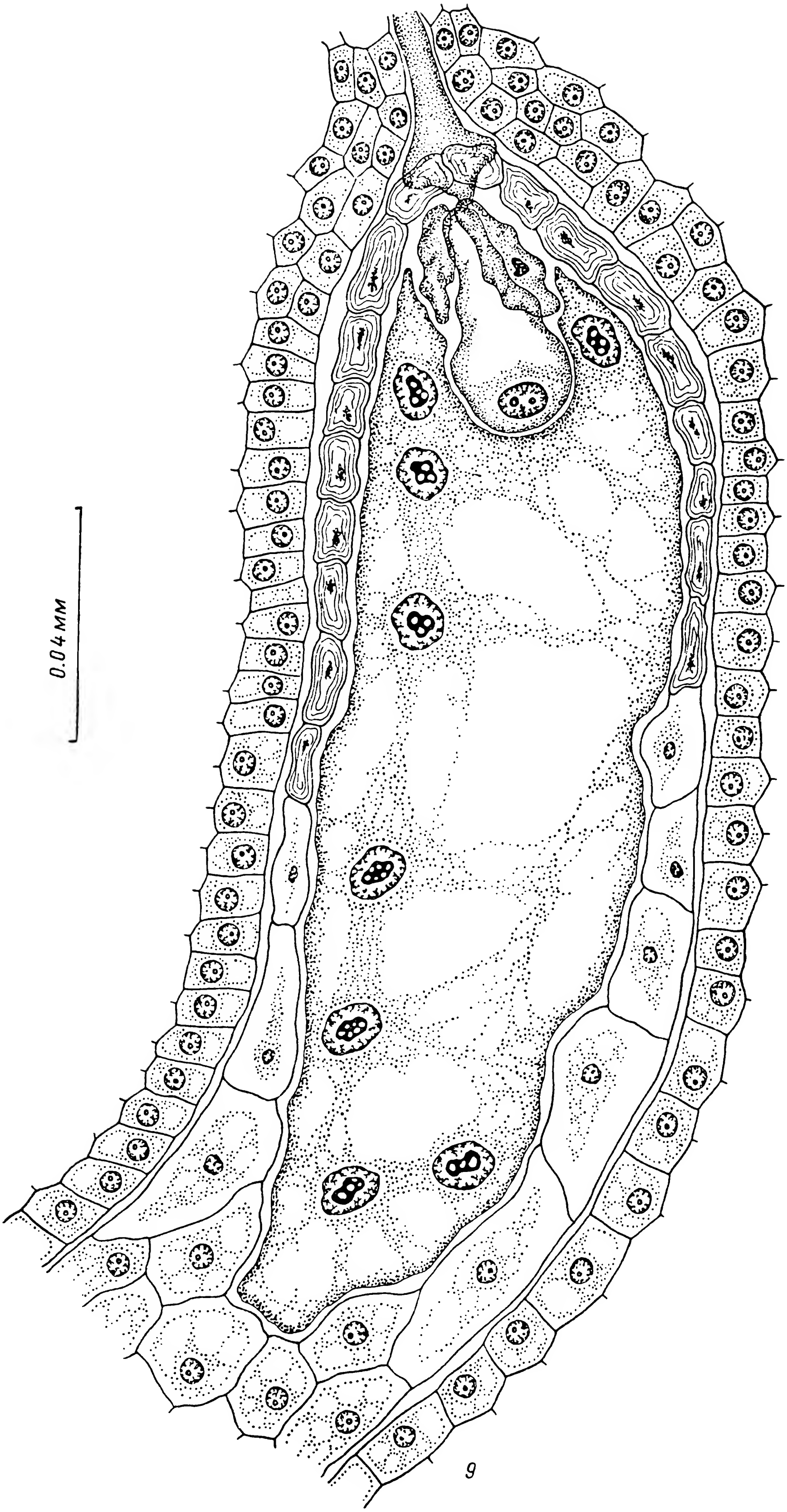


Рис. 3 (*продолжение*).

9 — покоящаяся зигота и восьмиядерный проэндосперм.

зародышевого мешка (рис. 3, *5*). Яйцевой аппарат приобретает характерный для представителей рода *Reseda* вид. Каждая из двух синергид имеет крупное ядро, расположенное в центре, и вакуоль, занимающую нижнюю часть клетки. Яйцеклетка с большой вакуолью и небольшим слабо окрашивающимся ядром, которое погружено в тонкий слой цитоплазмы в халазальном конце клетки (рис. 3, *5*, *6*). Эту особенность яйцевого аппарата резеды отмечали Гиньяр (Guignard, 1900), Хениг (Hennig, 1930), Оксиюк (1935а).

К моменту оплодотворения нуцеллус сильно разрастается в своей халазальной части, хотя примерно 2/3 его уже поглощены зародышевым мешком. Нуцеллус изгибается в виде асимметричной подковы вслед за растущей и изгибающейся семяпочкой, которая становится амфитропной.

Хениг (Hennig, 1930) отмечал, что у *R. lutea* по мере развития зародышевого мешка, кроме клеток нуцеллуса, разрушаются также примыкающие к нему клетки внутреннего интегумента. Однако на наших препаратах видно, что эти клетки не только длительное время сохраняют жизнедеятельность, но вскоре после оплодотворения в них начинает накапливаться запасной крахмал. По-видимому, этот слой клеток выполняет роль интегументального тапетума, хотя он имеет вид, не совсем характерный для последнего.

Двойное оплодотворение у *R. lutea* впервые описал Гиньяр (Guignard, 1900). Позже его наблюдал Хениг (1930), который, однако, не смог точно проследить, проникает ли пыльцевая трубка всегда или только случайно через синергиду. По-видимому, процесс оплодотворения у резеды происходит очень быстро и мы не смогли наблюдать достаточно полных его картин. Обычно, пройдя через микропиле, пыльцевая трубка между клетками эпидермального «колпачка» проникает в зародышевый мешок и изливает свое содержимое в одну из синергид (рис. 3, *6*). Как правило, на срезах хорошо виден разбухший конец пыльцевой трубки, интенсивно окрашивающийся алциановым синим. По всей вероятности, оболочка пыльцевой трубки, так же как оболочки клеток эпидермиса нуцеллуса, ослизняется за счет выделения полисахаридов пектиновой природы. Булавовидный конец пыльцевой трубки сохраняется довольно долго и после оплодотворения, закрывая вход в зародышевый мешок (рис. 3, *7—9*).

Слияние спермия с яйцеклеткой, по наблюдениям Хенига (Hennig, 1930), задерживается и происходит уже на двухъядерной стадии эндосперма. Объединение второго спермия с вторичным ядром зародышевого мешка происходит быстро и вскоре образуются два ядра эндосперма. Одно из ядер направляется к халазальному концу зародышевого мешка, другое остается у микропилярного конца рядом с яйцеклеткой, несколько сдавливая последнюю. Затем быстро, одно за другим, следуют синхронные деления, в результате которых количество ядер эндосперма каждый раз удваивается, возрастая в геометрической прогрессии (рис. 3, *8—9*). Этот процесс у резеды изучал Манан (Manant, 1958), отметивший синхронность делений до образования 128 ядер. Однако в некоторых зародышевых мешках мы наблюдали также асинхронные деления ядер эндосперма; при этом деления в халазальном конце несколько запаздывают по сравнению с микропилярным.

В противоположность первичному ядру эндосперма оплодотворенная яйцеклетка довольно долго находится в состоянии покоя. Ее ядро сохраняет небольшие размеры, и лишь дополнительное ядрышко свидетельствует о произошедшем оплодотворении. Зигота даже несколько уменьшается, возможно, вследствие сдавливания ее разрастающимся эндоспермом. И лишь когда число ядер в эндосперме достигает 64, ядро зиготы заметно увеличивается, в нем появляется еще одно компактное ядрышко, цитоплазма становится более плотной. Вскоре зигота приступает к делению, а эндосперм несколько замедляет темпы развития; при наличии двухклеточного проэмбрио число ядер в эндосперме остается обычно равным 64, но на стадии трехклеточного проэмбрио их число удваивается. Вначале ядра эндосперма распределяются более или менее равномерно в цитоплазме зародышевого мешка, однако вскоре эндосперм образует два больших скопления — одно в микропилярном, другое — в халазальном концах зародышевого мешка. Свободноядерную фазу в развитии эндосперма можно назвать проэндоспермальной. Эта фаза кончается, когда по периферии зародышевого мешка начинают закладываться клеточные перегородки, когда деление ядер от синхронного, регулярного, переходит к асинхронному, нерегулярному. По-видимому, при характеристике нуклеарного и клеточного эндосперма следует исходить из наличия указанных фаз. Проэндоспермальная фаза может быть длительной или короткой в зависимости от особенностей данного вида.

Исследование на живом материале показало, что уже на раннем этапе формирования эндосперма, еще до деления зиготы, в нем отчетливо видны хлоропласты, и на продольном срезе семяпочки эндосперм имеет вид двух ярко-зеленых сгустков в разных концах зародышевого мешка на фоне бесцветных интегументов.

Использование для окраски препаратов прочионовых красителей, а также наблюдения на живом материале позволили нам проследить динамику накопления крахмала в семяпочке резеды. Она несколько отличается от динамики накопления крахмала в семяпочках некоторых крестоцветных, которую наблюдали М. Д. Иоффе (1957) и Г. Б. Родионова (1971). Уже на самых ранних этапах формирования зародышевого мешка в клетках наружного интегумента накапливается крахмал. Зерна крахмала можно видеть и в самом зародышевом мешке, преимущественно в яйцеклетке. В период оплодотворения и особенно сразу вслед за ним крахмал появляется в клетках внутреннего интегумента и главным образом в клетках халазальной части нуцеллуса; последние долго сохраняются на протяжении развития семени, играя, по-видимому, определенную роль в проведении питательных веществ и снабжении ими развивающегося эндосперма.

Заключение

При изучении эмбриологии *Reseda lutea* L. впервые была применена фиксация материала глютаральдегидом и окраска препаратов прочионовыми красителями, которая дала хорошие результаты. Одновременное окрашивание белковых веществ и углеводов прочионовыми красителями позволило проследить динамику крахмала, пектиновых веществ и алейроновых зерен в процессе развития семяпочки.

Особенностью мегаспорогенеза *R. lutea* является выпадение второго деления мейоза в верхней клетке диады, что в конечном итоге приводит к образованию триады. Базальная клетка последней становится гаметоцитом, или материнской клеткой зародышевого мешка нормального типа.

Оболочки клеток апикальной части эпидермиса нуцеллуса ослизняются, а протопласты их постепенно дегенерируют. К моменту оплодотворения полости этих клеток заполняются слизью, состоящей в основном из полисахаридов пектиновой природы. Микропилярная часть зародышевого мешка с яйцевым аппаратом покрыта, как колпачком, ослизненными эпидермальными клетками нуцеллуса. Эти клетки, по-видимому, выполняют защитную функцию, обеспечивая оптимальные условия развития яйцевого аппарата, и играют важную роль в процессе оплодотворения, способствуя проникновению пыльцевой трубки в зародышевый мешок.

В процессе формирования яйцевого аппарата первыми начинают дифференцироваться синергиды, подавляя вначале развитие яйцеклетки. Возможно, именно этим объясняется то, что ядро яйцеклетки у резеды отличается очень небольшими размерами по сравнению с ядрами синергид.

Важной особенностью эндосперма резеды является раннее появление в нем хлоропластов. Позеленение микропилярного и халазального участков эндосперма наблюдается до начала деления зиготы.

ЛИТЕРАТУРА

Бармичева Е. М. и М. Ф. Данилова. (1973). Распределение пектиновых веществ в клеточных стенках кончика корня *Raphanus sativus* L. по данным гистохимии. Бот. ж., 58, 9. — Васильев А. Е. и М. А. Плиско. (1971). Электронномикроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семязачатка у *Calendula officinalis* L. Бот. ж., 56, 3. — Иванов В. Б. и Т. К. Литинская. (1967). Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями. Цитология, 9, 9. — Иоффе М. Д. (1957). Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Кузнецов Н. И. (1936). Введение в систематику цветковых растений. — Оксиюк П. Ф. (1935а). До цитології та ембріології *Resedaceae*. Ж. Инст. бот. АН УССР, 4. — Оксиюк П. Ф. (1935б). Порівняльно-ембріологічне та цитологічне дослідження роду *Reseda*. Вісті АН УССР, 8. — Оксиюк П. Ф. (1937). Сравнительное цитолого-эмбриологическое исследование семейства *Resedaceae*. Ж. Инст. бот. АН УССР, 12. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Родионова Г. Б. (1971). Эмбриологическое исследование *Hesperis steveniana* DC. В сб.: Морфология цветковых растений. — Романов И. Д. (1971). Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. В сб.: Проблемы эмбриологии. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочки покрытосеменных растений. — Яковлев М. С. (1951). О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 1. — (Яковлев М. С.) Yakovlev M. S. (1969). Embryogenesis and some problems of phylogenesis. Rev. cytol. et biol. veget., 32. — Яковлев М. С. и Г. Я. Жукова. (1968). Явление хлорофиллоносности зародыша, его распространение и возможное таксономическое значение. Тез. докл. Межвуз. совещ. по пробл. морфол. раст., М. — Яковлев М. С. и Г. Я. Жукова. (1971). Хлороэмбриофиты и лейкоэмбриофиты. Тез. докл. Московск. совещ. по филогении раст., М. — Яковлев М. С. и Г. Я. Жукова. (1973). Покрытосеменные растения с зелеными и бесцветными зародышами (хлоро- и лейкоэмбриофиты). — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of the Angiosperms. — Eigsti O. J. (1935). A morphological and cytological investigation of certain members of the *Resedaceae*. An abstract of a thesis. Univ. of Illinois. Urbana. — Feber N. a. T. P. O'Brien. (1968). Plant microtechnique: some principles and new methods. Amer. J. Bot., 55, 1. — Guignard L. (1900). Nouvelles recherches sur la double fecondation chez les vegetaux angiospermes. C. R. Acad. Sci., Paris, 131. — Hennig L. (1930). Beiträge sur Kenntnis der Resedaceen-Blüte und Frucht. Planta, 9. — Hofmeister W. (1858). Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. Wissensch. Bot., 1. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. — Lebegue A. (1952). Recherches embryogeniques sur quelques dialypétales. Ann. Sci. Nat. Bot., 11, 13. — Manant P. (1958). Observations sur le développement des annexes embryonnaires chez quelques Résédacees. Bull. Soc. Bot. Nord. Arance, 11, 4. — Soueges R. (1935). Embryogenie des Résédacees. Developpement de l'embryon chez le *Reseda luteola* L. C. R. Acad. Sci., Paris, 201. — Strasburger E. (1800). Über Zellbildung und Zellteilung. Jen. Zeit. Nat., 13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 26 VII 1973.

SUMMARY

In studying megasporogenesis and development of embryo-sac in *Reseda lutea* L. the glutaraldehyde fixation and the staining of specimens with protion stains have been used for the first time. Megasporogenesis ends with the formation of a triade. Its basal cell becomes the gametocyte, or the maternal cell, of the embryo-sac. The mucilaginization of cell walls in the apical part of the nucellus' epidermis is observed. The role and the significance of this phenomenon in fertilization is discussed. A very early appearance of chloroplasts in proendosperm is characteristic for *R. lutea*.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.662 (68)

В. П. Бочанцев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *SALSOLA* L. ИЗ ЮЖНОЙ И ЮГО-ЗАПАДНОЙ АФРИКИ, II[1]

V. P. BOTSCHANTZEV. NEW SPECIES OF THE GENUS *SALSOLA* L. FROM SOUTH AND SOUTH-WEST AFRICA, II

Salsola campyloptera Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, ca 50 cm altus, ramis gemmis dissitis tectis, juvenilibus pilis non longis tenuibus levibus flexuosis squarrosis sparse tectis. Folia caulina 2.5—3 mm longa, 1.2 mm lata oblonga, basi gibbosa, apice tereti obtuso herbaceo parti folii vaginanti subaequilongo, pilis brevibus levibus rectis appressis sparse tecta, dein glabra. Gemmae angulosae, ca 2 mm in diam., foliis squamiformibus, 1.2 mm longis, 1.3 mm latis, reniformibus, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditis, pilis brevibus levibus rectis appressis dense obtectis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris brevibus in paniculas congestis dispositi, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, sub floribus vero gemmis paucis dense tectis. Folia floralia squamiformia, basi gibbosa, a lateribus peleacea, pilis brevibus levibus rectis appressis dense obtecta, inferiora bracteolis longiora, 2 mm longa, 1 mm lata, oblongo-ovata, superiora bracteolis breviora, 1.3 mm longa, 1.8 mm lata, orbiculari-ovata. Bracteolae squamiformes, 1.5 mm longae, 1.8 mm latae, perianthio breviores, orbiculari-ovatae, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tectae, a lateribus paleaceae. Perianthii phylla 5, ca 2.3 mm longa, 3 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas oblique adscendentes gerentia, supra eas spongioso-carnosa, sensim conoideo-conniventia, sed apicibus paleaceis in columellam cylindricam laxam formantibus, per totam longitudinem pilis sat longis levibus rectis appressis dense tecta. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Discus hypogynus patellaris, lobis subinconspicuis. Antherae 1.5 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae, ad dimidium fere partitae. Stigmata subulata levia, stylo duplo breviora. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Distrikt Bethanien. Churutabis (BET 108), in Rinnsal auf Lehmfläche unterhalb Tafelbergen, 27 IX 1972, n° 28865, fr. H. Merxmüller und W. Giess (M, isotypus LE).

A *S. albisepala* Aellen foliis floralibus et bracteolis pilis brevibus rectis dense tectis, bracteolis apice herbaceis necnon perianthii phyllis alas paleaceas gerentibus differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

---

[1] Первое сообщение опубликовано в № 6 «Ботанического журнала» за 1973 г. (т. 58 : 815—833).

Salsola decussata C. A. Smith ex Botsch. sp. nov. — *S. decussata* C. A. Smith ex Ulbrich, 1934, in Engl. u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 2 Aufl. 16c: 566, nom. nud. — Frutex ca 50 cm altus, ramis, foliis floribusque oppositis. Rami juveniles pilis patentibus crispis levibus sat longis dense vestiti. Folia caulina squamiformia 2 mm longa, 1.5 mm lata, semiovalia, basi gibberula, pilis appressis flexuosis levibus brevibus dense obtecta, mox glabra, a lateribus paleacea, marginibus ciliata, in sicco irregulariter rugosa. Flores in inflorescentiis spicatis compactis brevibus in paniculam laxam congestis dispositi. Folia floralia squamiformia, 1.6 mm longa, 1.6 mm lata, semirotunda, basi gibberula, bracteolis aequilonga, vel eis subbreviora, pilis appressis flexuosis levibus brevibus dense vestita, mox glabra, a lateribus paleacea, marginibus ciliata, in sicco irregulariter rugosa. Bracteolae squamiformes, 1.5 mm longae, 1.1 mm latae, ovatae, perianthio breviores, pilis appressis flexuosis levibus brevibus dense tectae, a lateribus paleaceae, marginibus ciliatae. Perianthii phylla 5, ca 2 mm longa, pilis appressis rectis levibus sat longis dorso sparse vestita, a lateribus apiceque glabra, fructificatione exalata, coriacea, conoideo-conniventia. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra disci hypogyni affixis. Antherae 1.1 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae, ad medium partitae. Discus hypogynus cupuliformis, lobis indistinctis. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo aequilonga. Semina verticalia.

Typus: Africa Australis. Terra Capensis, Regio occidentalis. Van Rhynsdorp, 400′, 11 VII 1896, n° 8091, fl. R. Schleichter (LE, isotypi K, NBG, PRE).

A *S. pentandra* Botsch., cui foliis floribusque oppositis necnon stigmatibus papillosis affinis est, perianthii phyllis fructificatione exalatis, disco hypogyno lobis destituto cupuliformi et seminibus verticalibus bene differt.

Distributio: Africa Australis.

Salsola glabra Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus ca 60 cm altus, ramis gemmis dissitis tectis, juvenilibus glabris. Folia caulina squamiformia 1.5 mm longa, 1 mm lata, oblongo-ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem veginantem subelevato, basi gibbosa, in sicco irregulariter rugosa. Gemmae angulosae, ca 2.5 mm in diam., foliis squamiformibus, 1.5 mm longis, 1.2 mm latis ovatis, apice tuberculo carnoso obtuso partem vaginantem subelevato praeditis, maxime juvenilibus tantum pilis brevibus levibus rectis appressis sparse vestitis, dein glabris, margine ciliatis, in sicco irregulariter rugosis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris brevibus in paniculas angustas congestis dispositi, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, sub floribus foliis paucis imbricatis tectis. Folia floralia squamiformia, reniformia, basi gibbosa, glabra, a lateribus paleacea, in sicco irregulariter rugosa, 1.1—1.5 mm longa, 1—1.3 mm lata, inferiora bracteolis longiora, superiora eis breviora. Brecteolae squamiformes, 1.3—1.5 mm longae, 1.2—1.5 mm latae, perianthio breviores, orbiculares, basi gibbosae, glabrae, a lateribus paleaceae. Perianthii phylla 5, 1.5—1.7 mm longa, 3.5 mm lata (alis inclusis), fructificatione ad medium alas paleaceas horizontales gerentia, glabra, marginibus ciliata, supra alas spongioso-carnosa, sed apicibus paleaceis in columellam cylindricam laxam conniventibus. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis distinctis. Antherae 0.8 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae, ad dimidium partitae. Stigmata subulata, levia, stylo subaequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Distr. Omaruru. 20 Meilen nördlich Cape Cross. Strandvegetationsstreifen, 12 II 1966, n° 9139, fl. et fr. W. Giess (M).

A *S. albisepala* Aellen statura humiliore, perianthii phyllis glabris brevioribus, alis paleaceis, antheris brevioribus et stigmatibus stylo aequilongis differt. A *S. seminuda* Botsch. perianthii phyllis glabris, antheris latioribus et lobis magnis disci hypogyni distinguitur.

Distributio: Africa Australis et Austro-Occidentalis.

Salsola koichabica Botsch. sp nov. — Frutex ca 1.5 m altus, ramis gemmis dissitis et ramulis foliosis abbreviatis tectis, juvenilibus pilis brevibus levibus crispis squarrosis tectis. Gemmae angulosae ca 1.7 mm in diam., foliis squamiformibus 1 mm longis, 1.4 mm latis, reniformibus apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem vix elevato praeditis, pilis brevibus levibus rectis appresis dense tectis, lateribus paleaceis et ciliatis inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris in paniculas angustas congestis dispositi, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, sub floribus gemmis densis tectis. Folia floralia squamiformia 0.9 mm longa, 1.2 mm lata, bracteolis breviora, reniformia, basi gibbosa, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tecta, a lateribus paleacea et ciliata. Bracteolae squamiformes, 1.3 mm longae, 1.7 mm latae, perianthio breviores, reniformes, basi gibbosae, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tectae, a lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, ca 2.2 mm longa, 5.5 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas conoideo-connivontia, per totam longitudinem pilis longis levibus rectis appressis dense obtecta. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Discus hypogynus patellaris, lobis subinconspicuis. Antherae 1.2 mm longae (appendice obtusa ca 0.05 mm longa), 0.4 mm latae, ad dimidium partitae. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo subduplo breviora. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Distrikt Lüderitz-Süd. 8 km östl. der Pumpstation Koichab, auf kleinen Dünen im Koichabtal, 14 IX 1972, n° 28451, fl. et fr. H. Merxmüller und W. Giess (M, isotypus LE).

A *S. etoshensi* Botsch. statura elatiore, perianthio minore longe piloso, stigmatibus papillosis stylo subduplo brevioribus differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola parviflora Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus ca 50 cm altus, ramis gemmis sat dense tectis, juvenilibus pilis sat longis levibus flexuosis squarrosis dense vestitis. Gemmae angulosae, ca 2 mm in diam., foliis squamiformibus 1.1 mm longis, 1.4 mm latis, reniformibus, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditis, pilis brevibus levibus rectis appressis dense obtectis, a lateribus paleaceis, inferioribus basi gibbosis. Ramuli floriferi breves, flores 2—10 dense congestos gerentes, gemma terminati, sub floribus foliis imbricatis vestiti. Folia floralia squamiformia, 1.2 mm longa, 1.5 mm lata, superiora bracteolis aequilonga, inferiora eis subbreviora, orbiculari-ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praedita, basi gibbosa, pilis appressis rectis levibus brevibus dense vestita, a lateribus paleacea. Bracteolae squamiformes, 1.3 mm longae, 1 mm latae, perianthio breviores, ellipticae, pilis appressis rectis levibus brevibus dense tectae, a lateribus paleaceae. Perianthii phylla 5, ca 2 mm longa, 3 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas coriacea et conoideo-conniventia, per totam longitudinem, ad paginam alarum inferiorem prope basin pilis appressis rectis levibus brevibus dense obtecta. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Discus hypogynus patellaris, lobis subinconspicuis. Antherae 0.7 mm longae (appendice obtusa 0.05 mm longa), 0.3 mm latae, and dimidium partitae. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Kalkriff am Nordufer des Swakop, Kümmerform, 18 XII 1956, n° 847, fl. et fr. R. Seydel (M).

A *S. giessii* Botsch. foliis gemmarum et floralibus a lateribus nec ciliatis, bracteolis ellipticis necnon antheris minoribus differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola schreiberae Botsch. sp. nov. — Frutex ca 30 cm altus, ramis copiosis rectis, oblique adscendentibus, gemmis dense obsitis, juvenilibus pilis sat longis levibus crispis squarrosis dense tectis. Folia caulina viridia squamiformia, 1.2 mm longa, 1.7 mm lata, orbiculari-triangularia, basi gibbulo calcariformiter attenuato praedita, glabra, a lateribus et superne paleaceo-marginata, marginibus ciliata, in sicco irregulariter rugosa. Gemmae globosae, ca 2 mm in diam., foliis viridibus, squamiformibus, 0.9 mm longis, 1.5 mm latis, reniformibus, glabris vel interdim juvenilibus pilis brevibus levibus rectis appressis sparse tectis, sed deinde glabris, a lateribus et superne glabris, paleaceo-marginatis, marginibus ciliatis, in sicco irregulariter rugosis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis in paniculas laxas congestis dispositi, ramulo florifero supra flores pro more continuato et gemmis densissime confertis tecto, supra has quidem usque ad apicem foliis imbricatis vestito, sub floribus gemmis densissime confertis obsito. Folia floralia viridia, squamiformia, 1.2 mm longa, 1.6 mm lata, bracteolis breviora, reniformia, basi gibbosa, glabra, a lateribus et superne paleaceo-marginata, marginibus ciliata, in sicco irregulariter rugosa. Bracteolae virides, squamiformes, 1.5 mm longae, 1.6 mm latae, perianthio breviores, ovales, glabrae, a lateribus et superne paleaceo-marginatae, marginibus ciliatae. Perianthii phylla 5, ca 2.2 mm longa, 5 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas coriacea et conoideo-conniventia, per totam longitudinem glabra, sed margine ciliata. Stamina 5, filamentis linearibus, planis, basibus extra discum hypogynum affixis. Antherae 1.1 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.4 mm latae, ad medium partitae. Discus hypogynus patellaris, lobis subinconspicuis. Stigmata lanceolata acuta, papillosa, stylo subduplo longiora. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Distrikt Lüderitz-Süd. 38 km S von Grillental bei Erosionsrinne auf tonig-brackigem Boden, 12 IX 1972, n° 28378, fl. et fr. H. Merxmüller und W. Giess (M, isotypus LE).

A *S. gemmifera* Botsch. ramis rectis oblique adscendentibus, sub floribus gemmis densissime confertis tectis, stigmatibus lanceolatis papillosis stylo subduplo longioribus differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola scopiformis Botsch. sp. nov. — Frutex ca 2 m altus, ramis gemmis dissitis tectis, juvenilibus pilis brevibus tennuibus levibus crispis squarrosis dense tectis. Folia caulina 2 mm longa, 1 mm lata, oblonga, apice tereti obtuso herbaceo parti vaginanti subaequilongo, basi gibbosa, pilis brevibus levibus rectis appressis sparse tecta, dein glabra, in sicco irregulariter rugosa. Gemmae angulosae, ca 2.5 mm in diam., foliis squamiformibus, 1.5 mm longis, 1 mm latis, late ovatis, apice tuberculo carnoso obtuso parti vaginanti subaequilongo praeditis, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tectis, dein glabris, in sicco irregulariter rugosis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris brevibus in paniculas congestis dispositi, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, sub floribus gemmis dissitis tectis. Folia floralia squamiformia, 1.2 mm longa, 1 mm lata, bracteolis breviora, reniformia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginatem subelevato praedita, basi gibbosa, pilis brevibus levibus rectis appressis sparse vestita, a lateribus paleacea et ciliata, in sicco irregulariter rugosa. Bracteolae squamiformes, 1.2 mm longae, 1.7 mm latae, perianthio breviores, reniformes, basi gibbosae, pilis brevibus levibus rectis appressis sparse tectae, a lateribus et superne paleaceae et ciliatae, in sicco irregulariter rugosae. Perianthii phylla 5, ca 2.2 mm longa, 8 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra eas spongioso-carnosa et pilis brevibus levibus rectis appressis sparse tecta, sed apicibus paleaceis glabris, columellam cylindricam laxam formantibus praedita, sub alis margine pilis sat longis levibus crispis appressis dense vestita. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Discus hypogynus patellaris, lobis nullis. Antherae 1.6 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae, ad medium partitae. Stigmata lanceolata, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Distrikt Keetmanshoop. Skaapriver gegen

Naute, Überflutungsflächen, am Weg von Hauptstrasse zum Nautedamm, 28 IX 1972, n° 28891, fr. H. Merxmüller und W. Giess (M, isotypus LE).

A *S. albisepala* Aellen foliis floralibus et bracteolis pilis brevibus rectis sparse obtectis, foliis floralibus bracteolis brevioribus, perianthii phyllis alas paleaceas horizontales gerentibus necnon stigmatibus papillosis stylo aequilongis differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola seydelii Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus ca 50 cm altus, ramis gemmis sat dense tectis, juvenilibus pilis longis levibus crispis squarrosis dense vestitis. Folia caulina in ramis elongatis squamiformia, 1.1 mm longa, 1.8 mm lata, cordata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praedita, basi gibbosa, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tecta, a lateribus paleacea et ciliata. Gemmae globosae, ca 2.5 mm in diam., foliis squamiformibus 1 mm longis, 1.5 mm latis, reniformibus, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditis, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tectis, a lateribus paleaceis, inferioribus basi gibbosis. Ramulis floriferis brevibus, flores 3—10 dense congestos gerentibus, gemma terminatis, sub floribus foliis imbricatis vestitis. Folia floralia squamiformia, 1.1 mm longa, 1.7 mm lata, bracteolis breviora, reniformia, apice tuberculo carnoso obtuso supra pertem vaginantem non elevato praedita, basi gibbosa, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tecta, a lateribus paleacea. Bracteolae squamiformes, 1.3 mm longae, 1.3 mm latae, perianthio breviores, orbiculares, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tectae, a lateribus paleaceae. Perianthii phylla 5, ca 2.3 mm longa, 4.5 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas coriacea et conoideo-conniventia, per totam longitudinem et ad paginam alarum inferiorem prope basin pilis sat longis levibus rectis appressis dense tecta. Stamina 5, filamentis linearibus planis extra discum hypogynum affixis. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis incrassatis. Antherae 1.1 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.4 mm latae, ad medium partitae. Stigmata lanceolata, acuta, papillosa, stylo duplo breviora. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika: Kalkriff am Nordufer des Swakop, Kümmerform, 18 XII 1956, n° 847', fl. et fr. R. Seydel (M, isotypus K).

A *S. etoshensi* Botsch. ramis juvenilibus longe pilosis, gemmis globosis, foliis earum, floralibus necnon bracteolis a lateribus eciliatis, perianthio sat longe piloso unacum alis ca 4. 5 mm lato et stigmatibus stylo duplo brevioribus differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 6 VIII 1973.

ТОМ 59 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1974, № 1

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29 : 581.526.53 (517.3)

Н. С. Голубкова и О. Цогт

О ЛИШАЙНИКАХ ЮЖНЫХ ПУСТЫНЬ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ

N. S. GOLUBKOVA AND O. TSOGT. ON LICHENES OF THE SOUTHERN DESERTS OF MONGOLIAN PEOPLES' REPUBLIC

Дана характеристика флоры лишайников гобийских районов Южной Монголии (МНР), хребта Хурху и пустынь Бордзон-Гоби и Галбын-Гоби. Основой статьи послужила обработка коллекции лишайников, собранных в этом районе лихенологами флористического отряда совместной Советско-Монгольской биологической экспедиции в июле 1970 г. Для района Южной Гоби приводится систематический список 45 видов лишайников, которые относятся к 13 семействам и 23 родам. 23 вида указываются впервые для флоры МНР.

Область пустынь в МНР находится к югу от осевой части Монгольского и Гобийского Алтая. О лишайниках, произрастающих в этих пустынях, до сих пор почти ничего неизвестно. В литературе имеются лишь единичные указания об их находках в этой области. Так, Клемент (Klement, 1965) приводит один лишайник *Acarospora strigata* для Джунгарской Гоби, 5 видов лишайников указаны по сборам А. А. Юнатова для Алашаньской Гоби (Голубкова, 1971а) и 3 вида для хребта Хурху (Hanelt, Davažamc, 1965).

Е. М. Лавренко (1957 : 1381) в одной из своих статей, посвященной растительности Гобийских пустынь писал: «Лишайников и мхов в пустынных каменистых хребтах Гоби, где все поверхности скал и щебня покрыты пустынным загаром, очень мало. . . Если в степной части МНР все скалы ярко расцвечены пятнами листоватых и накипных лишайников, то в пустынях МНР последние незаметны. Их надо искать, вероятно, где-нибудь в затененных местах среди скал. Нет лишайников и в межгорных депрессиях, на поверхности галечниково-щебнистого панциря».

В 1970 г. авторами статьи в составе флористического отряда совместной Советско-Монгольской биологической экспедиции была обследована флора лишайников юго-восточной части МНР.

Как показали наши исследования, лишайники в этом районе действительно представлены очень слабо. По маршруту флористического отряда, который в 1970 г. проходил с северо-запада, от хр. Арца-Богдо и Гурбан-Сайхан на юго-восток к хр. Их-Номогон-Ула и Хурху, даже на глаз было хорошо заметно, как по мере продвижения с северо-запада на юго-восток количество лишайников и степень их развития значительно уменьшаются. Если в хр. Арца-Богдо и Гурбан-Сайхан лишайники произрастали очень обильно на скалах склонов разной экспозиции, то уже на хр. Их-Номогон-Ула они встречались только на скалах северо-западного склона. Скалы юго-восточного склона и юго-восточной экспозиции были покрыты пустынным загаром. На самой юго-восточной оконечности Гобийского Алтая, в хр. Хурху лишайники почти совершенно отсутствовали, на скалах всюду был развит пустынный загар. Лишь местами на северо-западном склоне обычно вдоль временных водотоков развивалась скудная лишайниковая растительность.

В статье нами дается характеристика флоры лишайников трех гобийских районов МНР — пустыни Бордзон-Гоби (Алашаньская Гоби), пустыни Галбын-Гоби (юго-западная часть Восточной Гоби) и хр. Хурху (юго-восточная оконечность Гобийского Алтая).

Следует отметить, что эта территория отличается бедной в видовом отношении и слабо развитой флорой лишайников. В результате обработки собранной нами коллекции в количестве 120 образцов составлен список из 45 видов лишайников, приводимых ниже. Из них половина, 23 вида, являются новыми для флоры МНР. Если к этим 45 видам присоединить 4 вида (*Psorotichia mongolica* Magn., *Heppia radicata* (Nyl.) Vain., *Candelariella kansuensis* Magn., *Placolecanora muralis* (Schreb.) Räs.), известные для Южной Гоби по литературным данным (Hanelt, Davažamc, 1965; Голубкова, 1971а), то список лишайников для Южной Гоби возрастает до 49 видов. Это относительно небольшое число видов относится к 13 семействам и 23 родам (см. таблицу).

Распределение родов и видов лишайников южных пустынь МНР по семействам

Семейство	Род	Количество видов
Dermatocarpaceae	*Dermatocarpon*	7
Endocarpaceae	*Endocarpon*	2
Pyrenopsidaceae	*Psorotichia*	3+1[1]
	Thyrea	1
	Peccania	3
	Gonohymenia	1
Lichinaceae	*Lichinella*	1
Collemataceae	*Collema*	2
Heppiaceae	*Heppia*	3+1
	Peltula	1
Lecideaceae	*Psora*	1
	Toninia	2
	Rhizocarpon	1
Acarosporaceae	*Acarospora*	6
Lecanoraceae	*Aspicilia*	3
	Lecanora	1
	Candelariella	1
	Placolecanora	2+1
Parmeliaceae	*Parmelia*	1
Caloplacaceae	*Pyrenodesmia*	1
Teloschistaceae	*Xanthoria*	1
Buelliaceae	*Buellia*	1
	Rinodina	1
Итого: 13	23	49

[1] Вторая цифра после знака + — виды, известные по литературным данным.

Как видно из таблицы, многие семейства и роды лишайников, произрастающие в Южной Гоби, представлены лишь одним или двумя видами. Например, из чрезвычайно широко распространенных на земном шаре представителей сем. *Parmeliaceae*, часто встречающихся в более северных районах МНР, в Южной Гоби был найден лишь один вид *Parmelia tinctina*. Из сем. *Teloschistaceae* встречается только *Xanthoria elegans*, из сем. *Caloplacaceae* — *Pyrenodesmia paulsenii* и т. д. Наиболее многочисленным по количеству видов в Южной Гоби является сем. *Pyrenopsidaceae* (4 рода и 9 видов). Мелкие, незаметные темноокрашенные слоевища этих слизистых лишайников, имеющие своим фикобионтом синезеленую водоросль из рода *Gloeocapsa*, довольно обычны здесь и вместе с другими лишайниками встречаются во многих собранных нами образцах. Следующим по числу видов в пустынных районах Южной Гоби является сем. *Dermatocarpaceae*, один род которого, *Dermatocarpon*, насчитывает здесь 7 видов. Чешуйчатые слоевища этих лишайников развиваются на почве у основания скал и в их щелях, реже прямо на скальных поверхностях. Сем. *Acarosporaceae* представлено в этом районе 6 видами рода *Acarospora*. Это наиболее широко распространенные и хорошо заметные лишайники Южной Гоби, образующие на поверхности скал яркие различно окрашенные пятна. Из видов сем. *Lecanoraceae*, насчитывающего здесь 4 рода и 7 видов, шире других распространены виды *Aspicilia* — *A. maculata* и *A. desertorum*. Другие представители этого семейства — *Lecanora frustulosa*, *Placolecanora muralis* и *P. alphoplaca*, обычные лишайники более северных районов МНР, были встречены всего один раз. Широко распространены в Южной Гоби представители сем. *Heppiaceae*. Виды рода *Heppia*, особенно *Heppia impressula*, являются характерными лишайниками монгольских пустынь.

Для флоры лишайников Южной Гоби характерно отсутствие видов с кустистой формой роста слоевища и очень слабое развитие листоватых форм. Только пять видов, встречающихся в этом районе, — *Parmelia tinctina*, *Dermatocarpon minutum*, *Xanthoria elegans*, *Collema furvum* и *C. minuta* — имеют листоватое слоевище. Большинство лишайников Южной Гоби имеют корковую форму роста слоевища и образуют плотные корочки на поверхности субстрата. Другой широко распространенной формой роста лишайников в этом районе является чешуйчатое слоевище. Такое слоевище у видов рода *Heppia*, *Dermatocarpon*, *Endocarpon*, *Psora*, *Toninia* и у некоторых других. 4 вида — *Placolecanora muralis*, *P. valesiaca*, *P. alphoplaca* и *Rinodina altissima* — имеют диморфную форму роста; их слоевище в центре представляет собой накипную корочку, а по периферии имеет вид листовидных лопастей.

Оценка географического распространения лишайников, встречающихся в Южной Гоби, является предварительной, что связано с недостаточными знаниями их распространения на территории МНР и в Центральной Азии в целом. Но все же можно сделать некоторые выводы относительно ареалов этих растений. Более половины лишайников, найденных в районе Южной Гоби, 27 видов, являются центральноазиатскими, 17 из них монгольские пустынные и пустынно-степные виды. Большинство этих лишайников — гобийские. Это такие виды, как *Endocarpon mongolicum*, *E. sinense*, *Dermatocapron perminutum*, *D. minutum*, *Psorotichia dispersa*, *P. mongolica*, *P. kansuensis*, *Peccania polyspora*, *Collema minuta*, *Heppia kansuensis*, *H. impressula*, *H. minuta*, *Acarospora suprasendens*, *Buellia mongolica*, *Rinodina altissima*. Некоторые из них заходят в Восточную Монголию, Долину Озер, Котловину Больших Озер. *Toninia gobica* — эндем Гобийского Алтая. *T. olivaceoatra* помимо Гоби была найдена в Восточной Монголии, в Дариганге и в Прихинганье.

Остальные центральноазиатские лишайники встречаются за пределами Монгольской провинции. *Acarospora superans*, *A. invadens*, *Psorotichia nigra* помимо Гобийских пустынь встречается в северо-восточной части Тибета. *Aspicilia maculata*, *Dermatocarpon inaequale*, *D. bohlinii* и *Candelariella kansuensis* проникают, кроме того, в холодные пустыни Восточного Памира, а *Peccania terricola* — в Памироалай. *Acarospora gobiensis* является широко распространенным центральноазиатским лишайником; помимо Монгольской и Тибетской провинций он был найден также в Джунгарии и Кашгарии. По-видимому, широко распространена в Центральной Азии и *Psora asiaecentralis*, характерный представитель флоры лишайников горных степей.

Aspicilia desertorum, *A. aspera*, *Caloplaca paulsenii* и *Acarospora strigata* — пустынные виды с широким распространением на земном шаре. Ареал первых трех видов ограничен степными и пустынными районами юго-восточной Европы и Азии. *A. strigata* помимо Азии встречается также в Северной Африке, Северной и Южной Америке.

Lecanora frustulosa, *Placolecanora muralis*, *P. alphoplaca*, *Parmelia tin-*

ctina, *Dermatocarpon lachneum*, *Peltula quepinii* и *Acarospora heufleriana* — ксеромеридиональные широкоголарктические виды.

Два лишайника, встречающиеся в Южной Гоби, — средиземноморские виды. Это *Peccania corraloides* и *Thyrea pulvinata*.

Rhizocarpon viridiatrum, *Dermatocarpon miniatum* и *Collema tunaeforme* — мультирегиональные лишайники, широко распространенные на земном шаре. *Xanthoria elegans* является аркто-альпийским видом. *Gonohymenia myriospora* и *Lichinella stipatula* были известны лишь в Южной Европе и впервые обнаружены нами в Азии.

Далее следует отметить, что характеризуемый нами район не является однородным как по составу его лихенофлоры, так и по доминирующим видам лишайников.

Прежде всего можно выделить район хр. Хурху. Как уже указывалось выше, хребет представляет собой юго-восточную оконечность Гобийского Алтая. Это низкогорный хребет со средней высотой 1500 м над ур. м. Скалы хребта в основном гладкие и темные от пустынного загара, лишайниковая растительность развита здесь очень слабо. Лишайники встречаются лишь на затененных скалах северо-западной экспозиции, в местах бывших или временных водотоков. Всего в районе Хурху был найден 31 вид лишайников. Доминирующими видами на поверхности скал в этом районе являются *Xanthoria elegans*, аркто-альпийский лишайник, и представители родов *Aspicilia* и *Acarospora*. Обильно развиты *Aspicilia maculata*, широко распространенный пустынный центральноазиатский лишайник; *Acarospora suprasedens* — гобийский вид; часто встречается редкий лишайник *Acarospora heufleriana*. Обычны на скалах черные, незаметные корочки слизистых лишайников — *Peccania polyspora*, *Psorotichia nigra*, *P. dispersa*, которые являются центральноазиатскими пустынными видами. Местами на поверхности скал довольно заметны чешуйчатые слоевища *Toninia olivaceoatra* и *T. gobica*. Бросаются в глаза беловатые пятна, образуемые слоевищем *Placolecanora valesiaca*. На почвенных наносах в щелях скал развиты чешуйчатые лишайники, представители родов *Dermatocarpon* и *Endocarpon*. Из них наиболее обычны гобийские виды — *Endocarpon mongolicum* и *E. sinense*.

Исследованиями флористического отряда был охвачен также район Бордзон-Гоби, являющийся восточной частью Алашаньской Гоби. Район Алашаньской Гоби представляет собой окраинную часть Центрально-Гобийской депрессии. Основные черты его рельефа характеризуются чередованием низких и отчасти среднегорных хребтов и обширных межгорных депрессий между ними — наклонных равнин. Средняя относительная высота пустыни около 1200 м. Алашаньская Гоби преимущественно песчаная пустыня, с обширными участками щебнисто-каменистых и песчано-галечниковых солянковых пустынь. Несмотря на тщательные поиски, в этом районе нам не удалось найти ни одного лишайника. На склонах низкогорных кряжей и мелкосопочников, так же как на галечнико-щебнистом панцире бэлей и равнинных участков лишайники отсутствовали. Не были встречены в этом районе и эпифитные лишайники. Поэтому сведения о лишайниках этого района пока ограничиваются выше упомянутыми видами, собранными А. А. Юнатовым в южной части Бордзон-Гоби на северных окраинах мелкосопочного массива Essential Ончи-Хяр (Голубкова, 1971а). Это — *Heppia impressula*, *Acarospora heufleriana*, *A. invadens*, *A. strigata*, *Placolecanora muralis*. В настоящей статье, также по сборам А. А. Юнатова, приводится еще 5 видов лишайников для того же района — *Aspicilia desertorum*, *Gonohymenia myriospora*, *Peccania polyspora*, *Heppia minuta* и *Placolecanora valesiaca*.

Пустыня Галбын-Гоби обладает, хотя и бедной в видовом отношении, но уже довольно заметной лишайниковой растительностью. В результате обработки образцов, собранных нами в этом районе, был составлен список из 29 видов лишайников. Наиболее характерным лишайником этого района является *Acarospora gobiensis*, широко распространенный центральноазиатский пустынный вид, хорошо заметный в виде довольно крупных яркожелтых пятен на поверхности гранитных скал. Другой доминирующий лишайник пустыни Галбын-Гоби — *Heppia impressula*. Слоевища этого лишайника в виде крупных коричневых чешуек развиваются в изобилии на поверхности скал, в их щелях и углублениях и на почве у основания скал. *H. impressula* — типичный гобийский пустынный лишайник. Массовое развитие этого вида было обнаружено нами в Восточной Гоби, в районе Галбын-Гоби и в горах Баян-Мунх. Вместе с этими характерными пустынными центральноазиатскими лишайниками часто встречаются в пустыне Галбын-Гоби и широкораспространенные на земном шаре пустынные виды — *Acarospora strigata*, *Aspicilia maculata*, *A. desertorum* и *Caloplaca paulsenii*. Из слизистых лишайников в этом районе обычны виды рода *Peccania*. Из них преобладает *Peccania coralloides*, средиземноморский вид, и довольно часто встречается *P. terricola* — центральноазиатский лишайник.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ЛИШАЙНИКОВ[1]

Сем. DERMATOCARPACEAE

1. *Dermatocarpon bohlinii* Magn. — Пустыня Галбын-Гоби, северо-восточнее уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-восточная часть пустыни, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На сильно разрушенных гранитах и сланцевых скалах. — Центральноазиатский лишайник, собранный неоднократно в северо-западной части провинции Ганьсу в окрестностях городов Цзюцюань и Дуньхуан, в горах Нань-Шань (Magnusson, 1940) и на Восточном Памире (Голубкова, 1971б).

2. *Dermatocarpon cinereofuscescens* (Vain.) A. Z. — Хр. Хурху, 27 VII 1970, ущелье Алтын-Ама. На почвенных наносах в щелях скал. Лишайник, найденный до сих пор только в Туркменской ССР (Wainio, 1887) и в провинции Ганьсу, в КНР (Magnusson, 1940).

3. *Dermatocarpon inaequale* Magn. — Пустыня Галбын-Гоби, северо-восточнее уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-западная часть пустыни, к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970; ее юго-восточная часть, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На гранитных скалах. — Центральноазиатский лишайник, известный из северо-западной части провинции Ганьсу и из Нань-Шаня (Magnusson, 1940). Собран неоднократно на Восточном Памире (Голубкова 1971а).

4. *Dermatocarpon lachneum* (Ach). A. L. Sm. — Юго-восточная окраина пустыни Галбын-Гоби, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На почве — Широкоголарктический вид, встречающийся рассеянно в Европе, Азии, Северной Африке, Северной Америке и в Гренландии. На территории МНР был найден в районе юго-восточного Хангая (Голубкова, 1971а) и в Гобийском Алтае (Schubert, Klement, 1971).

5. *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На силикатных скалах. — Лишайник, широко распространенный на земном шаре. В МНР найден в Северо-Западной Монголии, в Хангае и Гобийском Алтае (Schubert, Klement, 1971).

6. *Dermatocarpon minutum* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На почве у основания скал. — Центральноазиатский лишайник, известный до сих пор лишь из провинции Ганьсу (Magnusson, 1940). В МНР найден в Хангае и Гобийском Алтае (Schubert, Klement, 1971).

7. *Dermatocarpon perminutum* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На скалах. — Центральноазиатский лишайник, собранный ранее лишь в провинции Ганьсу (Magnusson, 1940).

Сем. ENDOCARPACEAE

8. *Endocarpon mongolicum* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; юго-восточная часть Галбын-Гоби, горы Номогон-Ула,

---

[1] Виды лишайников, впервые указанные для территории МНР, отмечены звездочкой.

1 VIII 1970. На почве. — Гобийский вид, найденный ранее лишь в южной части Восточной Гоби, во Внутренней Монголии (Magnusson, 1944).

9. *Endocarpon sinense* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На почве. — Центральноазиатский лишайник, известный лишь из провинции Ганьсу (Magnusson, 1940).

Сем. PYRENOPSIDACEAE

10. *Psorotichia dispersa* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На скалах. — Гобийский вид, найденный в Восточной Гоби, на территории Внутренней Монголии (Magnusson, 1944).

11. *Psorotichia kansuensis* Magn. — Пустыня Галбын-Гоби, ее юго-западная часть, к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970; юго-восточная часть пустыни, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970 г. На гранитных скалах. — Гобийский лишайник, известный в провинции Ганьсу (Magnusson, 1940).

12. *Psorotichia nigra* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Галбын-Гоби, на северо-востоке от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-восточная часть пустыни, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На гранитных скалах и почвенных наносах скал. — Центральноазиатский лишайник, собранный неоднократно в Китае, в северо-западной части провинции Ганьсу и в горах Нань-Шань, в провинции Цинхай (Magnusson, 1940).

13. *Thyrea pulvinata* (Schaer.) Mass. — Юго-восточная часть пустыни Галбын-Гоби, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На скалах. — Средиземноморский вид, встречающийся в Южной и Средней Европе, в Северной Африке, Средней Азии, Северной Америке. В МНР этот лишайник указан для Хангая (Schubert, Klement, 1971) и для Гобийского Алтая (Hanelt, Davažamc, 1965).

14. *Peccania coralloides* Mass. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Галбын-Гоби, ее северная окраина, на северо-восток от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-западная часть пустыни, к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970; юго-восточная часть пустыни, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На сильно разрушенных гранитах и почвенных наносах скал. — Средиземноморский вид, встречающийся в Южной и Средней Европе, Средней Азии и в пустынных областях Северной Америки.

15. *Peccania polyspora* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; северная окраина Галбын-Гоби, на северо-восток от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; пустыня Бордзон-Гоби, северная окраина мелкосопочного массива Ончи-Хяр, 9 IX 1950, сборы А. А. Юнатова. На скалах. — Гобийский лишайник, известный из северо-западных районов провинции Ганьсу (Китай) и южной части Восточной Гоби (Внутренняя Монголия) (Magnusson, 1940, 1944).

16. *Peccania terricola* Magn. — Юго-восточная часть пустыни Галбын-Гоби, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На почве у основания и в щелях скал. — Лишайник, описанный Магнуссоном по образцам из северо-западной части провинции Ганьсу (Magnusson, 1940). Позднее был собран в СССР, в Средней Азии (гербарий Бот. института АН СССР).

17. *Gonohymenia myriospora* A. Z. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Бордзон-Гоби, северная окраина мелкосопочного массива Ончи-Хяр, 9 IX 1950, сборы А. А. Юнатова. На скалах. — Лишайник, известный до сих пор лишь в Южной Европе.

Сем. LICHINACEAE

18. *Lichinella stipatula* Nyl. — Пустыня Галбын-Гоби, ее юго-западная часть, к западу от колодца Ширетт-Худак, 31 VII 1970; юго-восточная часть пустыни, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На сильно разрушенных гранитах и почвенных наносах скал. — Вид, до сих пор найденный лишь в Южной Европе и в Крыму.

Сем. COLLEMATACEAE

19. *Collema minutum* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; юго-восточная часть пустыни Галбын-Гоби, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На почве. — Гобийский лишайник, был известен лишь из Восточной Гоби, во Внутренней Монголии (Magnusson, 1944).

20. *Collema tunaeforme* Ach. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; юго-восточная часть Галбын-Гоби, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На почвенных наносах скал. — Широко распространенный лишайник, встречающийся в Европе, Азии, Северной Африке, Северной Америке, Гренландии. Указания о находке этого вида в Южной Америке и Австралии требуют проверки.

Сем. HEPPIACEAE

21. *Heppia impressula* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Галбын-Гоби, ее северная окраина, на северо-восток от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-восточная часть пустыни, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. Развивается на почве у основания скал, на почвенных наносах скал и на скальных поверхностях. Один из широко распространенных лишайников Гоби, по сборам А. А. Юнатова указывался для Восточной Монголии и Бордзон-Гоби (Голубкова, 1971а). За пределами МНР известен в горах Бей-Шань, в южной части Западной Гоби (Китай) (Magnusson, 1940).

22. *Heppia kansuensis* Magn. — Юго-восточная часть Галбын-Гоби, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На почве. — Монгольский вид, указывался для Восточной Монголии по сборам А. А. Юнатова (Голубкова, 1971а). За пределами Монголии известен из провинции Ганьсу, окрестностей г. Дуньхуан (Magnusson, 1940).

23. *Heppia minuta* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Галбын-Гоби, ее северная окраина, уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-восточная часть пустыни, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970; пустыня Бордзон-Гоби, северная окраина мелкосопочного массива Ончи-Хяр, 9 IX 1950, сборы А. А. Юнатова. На скалах и на камнях на уровне почвы. — Этот вид указывался для Монголии для Котловины Больших Озер (Klement, 1965). За пределами МНР этот лишайник был неоднократно собран в окрестностях г. Цзюцюань в северо-западной части провинции Ганьсу (Китай) (Magnusson, 1940).

24. *Peltula guepinii* (Del.) Gyeln. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970, пустыня Галбын-Гоби, ее северная окраина, на северо-восток от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-западная часть пустыни, к западу от колодца Ширетт-Худак, 31 VII 1970. На скалах. — Широкоголарктический вид, встречающийся в Южной Европе, Северной Африке, в пустынных районах Северной Америки, в Азии. Для юго-восточной Монголии упоминался А. А. Еленкиным (1905).

Сем. LECIDEACEAE

25. *Psora asiaecentralis* (Magn.) Golubk. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На почвенных наносах скал. — Центральноазиатский лишайник, Магнуссон указывает его для провинции Ганьсу и Внутренней Монголии (Magnusson, 1940, 1944). В МНР приводился для Средней Халки (Голубкова, 1971а) и Хангая (Schubert, Klement, 1971).

26. *Toninia gobica* Golubk. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На тонких почвенных наносах скал. Лишайник, собранный нами лишь в Гобийском Алтае, на хр. Гурбан-Сайхан и Хурху.

27. *Toninia olivaceoatra* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На скалах. — Лишайник известный из южной части Внутренней Монголии (Magnusson, 1944). Авторами статьи собран был также в Дариганге и Прихинганье.

28. *Rhizocarpon viridiatrum* (Wulf.) Koerb. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На слоевищах других лишайников, на силикатных скалах. — Широко распространенный лишайник, встречающийся в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, Южной и Восточной Африке, Австралии, Новой Зеландии.

Сем. ACAROSPORACEAE

29. *Acarospora gobiensis* Magn. — Пустыня Галбын-Гоби, ее юго-западная часть, к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970; юго-восточная часть пустыни, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На гранитных скалах. Для территории МНР приводился неоднократно (Vězda, 1965, Schubert, Klement, 1971). За пределами МНР указывался для ряда районов Китая — северо-западной части провинции Ганьсу, Восточной Кашгарии, для гор Нань-Шань; известен во Внутренней Монголии, в южной части Восточной Гоби (Magnusson, 1929, 1940, 1944). Найден также в СССР, в горах Тянь-Шаня (гербарий Бот. института АН СССР).

30. *Acarospora heufleriana* Koerb. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На силикатных скалах. — Редкий, но довольно широко распространенный на земном шаре лишайник, встречающийся в горах Южной Европы, в Северной Африке, в Крыму и на Кавказе, в пустынных областях Северной Америки. В Центральной Азии указывался лишь для южной части Восточной Гоби (Внутренняя Монголия) (Magnusson, 1944). В МНР чрезвычайно редкий лишайник, найденный только в Южной Гоби. После двухлетней экспедиционной работы был собран нами однажды на скалах хр. Хурху, где он был довольно обильно развит. Указывался также по сборам А. А. Юнатова для южной части пустыни Бордзон-Гоби (Голубкова, 1971а).

31. *Acarospora invadens* Magn. — Юго-западная часть пустыни Галбын-Гоби, к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970. На сильно разрушенных гранитных скалах. — Центральноазиатский лишайник, известен из северо-западных районов провинции Ганьсу, гор Нань-Шань и Восточной Гоби (Magnusson, 1940, 1944). На территории МНР указывался для Котловины Больших Озер, Монгольского Алтая, Хангая и Бордзон-Гоби (Schubert, Klement, 1971; Голубкова, 1971а).

32. *Acarospora strigata* Jatta. — Пустыня Галбын-Гоби, ее северная часть, на северо-восток от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-западная часть пустыни, к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970. На сильно разрушенных выходах гранита. — Лишайник широко распространенный в пустынных районах высокогорий Северной и Южной Америки, в Северной Африке, в Азии. В Центральной Азии известен из южной части Восточной Гоби и северо-западных районов провинции Ганьсу (Magnusson. 1940, 1944), найден также в холодных пустынях Восточного Памира (Голубкова, 1972). На территории МНР указан для Котловины Больших Озер (Vězda, 1965; Schubert, Klement, 1971), для Джунгарской Гоби (Klement. 1965) и Бордзон-Гоби (Голубкова, 1971а).

33. *Acarospora superasedens* Magn. — Хребет Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На силикатных скалах. — Гобийский лишайник, известный до сих пор лишь из южной части Восточной Гоби (Magnusson. 1944).

34. *Acarospora superans* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Галбын-Гоби, ее северная оконечность, на северо-восток от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-западная часть пустыни. к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970; ее юго-восточная часть, горы Номогон-Ула, 1 VIII 1970. На гранитных скалах и на слоевищах других лишайников. — Центральноазиатский вид, известный из северо-западных районов провинции Ганьсу и гор провинции Цинхай (Magnusson, 1940). В МНР указан для Хангая (Schubert, Klement, 1971).

Сем. LECANORACEAE

35. *Aspicilia aspera* (Mer.) Tom. — Северная окраина пустыни Галбын-Гоби, северо-восточнее уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970. На сильно разрушенных выходах гранита. — Лишайник, встречающийся в степных и пустынных районах юго-восточной Европы и Азии.

36. *Aspicilia desertorum* Mer. — Северная окраина пустыни Галбын-Гоби, на северо-восток от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; пустыня Бордзон-Гоби, северная окраина мелкосопочного массива Ончи-Хяр, 9 IX 1950, собрал А. А. Юнатов. На скалах. — Лишайник, характерный для степных и пустынных районов СССР и Юго-Западной Азии. На территории МНР указывался для Средней Халхи (Голубкова, 1971а).

37. *Aspicilia maculata* (Magn.) Oxn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Галбын-Гоби, на северо-восток от уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-западная часть пустыни, на запад от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970. На гранитных скалах. — Центральноазиатский лишайник, известный из южной части Восточной Гоби (Внутренней Монголии) и провинции Цинхай (Китай) (Magnusson, 1940, 1944), широко распространенный также в пустынях Восточного Памира (Голубкова, 1972). В МНР указан лишь для хр. Хурху (Hanelt, Davažamc, 1965), однако это широко распространенный здесь лишайник, неоднократно собранный авторами статьи в Гобийском Алтае, Долине Озер, Монгольском Алтае и в других районах.

38. *Lecanora frustulosa* Ach. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; северная окраина пустыни Галбын-Гоби, уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970. На гранитных скалах. — Ксеромеридиональный широкоголарктический вид. Для МНР приводится для Котловины Больших Озер, окрестностей оз. Хубсугул, Хангая (Еленкин, 1905; Vězda, 1965; Schubert, Klement, 1971).

39. *Placolecanora alphoplaca* (Wahelenb.) Räs. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Галбын-Гоби, к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1972. На гранитных скалах. — Ксеромеридиональный голарктический лишайник встречается в Европе, Северной Африке, Азии, Северной Америке. В Центральной Азии известен в Нань-Шане и в южной части Восточной Гоби (Magnusson, 1940, 1944). В МНР указан для Котловины Больших Озер, Монгольского Алтая, Хангая, окрестностей Улан-Батора (Klement, 1965; Schubert, Klement, 1971).

40. *Placolecanora valesiaca* (Müll. Arg.) B. de Lesd. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Бордзон-Гоби, северная окраина мелкосопочного массива Ончи-Хяр, 9 IX 1950, собрал А. А. Юнатов. На скалах. — Распространение этого вида на земном шаре недостаточно изучено, известно всего несколько местонахождений в различных районах Голарктики. В Азии этот лишайник был найден в Восточной Сибири, в Саянах и южной части Внутренней Монголии.

Сем. PARMELIACEAE

41. *Parmelia tinctina* Mah. et Gill. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. — Лишайник, встречающийся рассеянно во всей Голарктике (Европа, Азия, Африка, Северная Америка).

Сем. CALOPLACACEAE

42. *Caloplaca paulsenii* Vain. — Северная окраина пустыни Галбын-Гоби, уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970. На сильно разрушенных гранитах. — Характерный пустынный лишайник, встречающийся в юго-восточных районах Европы и в Азии. В Центральной Азии известен из провинции Ганьсу, Цинхай и из Внутренней Монголии (Magnusson, 1940, 1944). По-видимому, широко распространенный в Монголии лишайник, неоднократно собранный авторами статьи в пустынных и горных степях.

Сем. TELOSCHISTACEAE

43. *Xanthoria elegans* Th. Fr. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970; пустыня Галбын-Гоби, ее северная часть, уроч. Тэмэн-Чулу, 2 VIII 1970; юго-западная часть пустыни, к западу от колодца Ширетт-Худук, 31 VII 1970. На гранитных скалах. — Лишайник широко распространенный на земном шаре, встречающийся в северном и южном полушарии, однако его основное распространение связано с высокогорным поясом. Неоднократно указывался в литературе для территории МНР (Futterer, 1903; Klement, 1965; Vězda, 1965; Schubert и др., 1969; Schubert, Klement, 1971).

Сем. BUELLIACEAE

44. *Buellia mongolica* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На силикатных скалах. — Гобийский лишайник, известный из южных районов Восточной Гоби (Magnusson, 1940, 1944).

45. *Rinodina altissima* Magn. — Хр. Хурху, ущелье Алтын-Ама, 27 VII 1970. На силикатных скалах. — Центральноазиатский лишайник, известный из провинции Ганьсу (Китай) и южной части Внутренней Монголии (Magnusson, 1940). В МНР указан для окрестностей Улан-Батора (Schubert и др., 1969).

ЛИТЕРАТУРА

Голубкова Н. С. (1971а). К флоре лишайников Монгольской Народной Республики. Бот. ж., 56, 6. — Голубкова Н. С. (1971б). Новые и интересные виды лишайников холодных пустынь высокогорий Восточного Памира. В сб.: Новости систематики низших растений, 8. — Голубкова Н. С. (1972). Виды рода *Acarospora* холодных высокогорных пустынь Восточного Памира. В сб.: Новости систематики низших растений, 9. — Еленкин А. А. (1905). Новые виды лишайников. Изв. СПб. бот. сада, V, 3. — Лавренко Е. М. (1957). Растительность Гобийских пустынь Монгольской Народной Республики и ее связь с современными геологическими процессами. Бот. ж., 42, 9. — Futterer K. (1903). Verzeichnis der während der Reise gesammelten Blütenpflanzen und Flechten. In Futterer: Durch Asien. Erfahrungen, Forschungen und Sammlungen während der von Amtmann Dr. Holderer unternommemen Reise, 3, 1, Botanic., ser. 34. — Hanelt P. u. S. Davažamc. (1965). Beitrag zur Kenntnis der Flora der Mongolischen Volksrepublik, insbesondere des Gobi-Altai-, des Transaltai- und des Alašan-Gobi-Bezirks. Fed. Repert., 70, 1—3. — Klement O. (1966). Flechten aus der Mongolischen Volksrepublik (Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expedition seit 1962 Nr 7). Fed. Repert., 72, 2—3. — Magnusson A. H. (1929). A Monograph of the genus *Acarospora*. Kungl. Svens. Vetensk. Handl. Tredje Ser., 7, 4. — Magnusson A. H. (1940, 1944). Lichens from Central Asia. Rep. Sci. Expedition north-western provinces China under leadership Dr. Sven Hedin. (The Sino-Swedish expedition), XI, Botany, Stockholm, I (1940), II, (1944). — Schubert R., O. Klement. (1971). Beitrag zur Flechtenflora der Mongolischen Volksrepublik. Fed. Repert., 82, 3—4. — Schubert R., O. Klement, Z. Schamsran. (1969). Beitrag zur Flechtenflora der Umgebung von Ulan-Bator (Mongolische Volksrepublik). Fed. Repert., 79, 6. — Vězda A. (1965). Flechten aus der NW-Mongolei. Acta Musei Silesiae. Ser. A, XIV. — Wainio E. (1887). Lichenes. In: Plantae Turcomanicae a G. Rade et Walter collectae. Acta Horti Petropolitani, 10, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 14 XI 1972.

УДК 634.948:582.632.2(470.67)

П. Л. Львов

ДУБОВЫЕ ЛЕСА И РЕДКОЛЕСЬЯ ИЗ *QUERCUS PUBESCENS* WILLD. В ДАГЕСТАНЕ

P. L. LVOV. OAK FORESTS AND REDKOLESJAS OF *QUERCUS PUBESCENS* WILLD. IN DAGHESTAN

Описываются дубняки Дагестана, образованные *Quercus pubescens*, начиная от лучше всего сохранившихся сомкнутых ассоциаций из относительно мезофильных видов без участия в подлеске *Paliurus spina-christi* Mill. до разреженных ассоциаций и зарослей шибляка с участием или доминированием в подлеске *P. spina-christi* и ксерофитным травяным покровом. Показано, что дагестанские дубняки и редколесья из дуба пушистого отличаются от соответствующих сообществ Новороссийской геоботанической провинции видовым составом.

Как уже отмечалось (Львов, 1964, 1965, 1971), дубовые леса в Дагестане встречаются на низменности и в горных районах. В распределении различных формаций дубового леса проявляется поясность. Так, дубовые леса, образованные *Quercus robur* L., приурочены к долинам и дельтам рек засушливой низменности. В сухих предгорьях (200—500 м над ур. м.) с аридным климатом распространены дубняки и редколесья из *Q. pubescens* Willd. Основные массивы дубовых лесов, образованные *Q. petraea* Liebl. с примесью *Q. robur*, развиваются в среднегорном поясе (500—1000 м). Наконец, в верхнем горном поясе Внешнегорного района на высоте 1400—1600 м над ур. м. и в Высокогорном районе на высоте 1800—2100 м над ур. м. встречаются парковые редколесья из *Q. macranthera* Fisch. et Mey.

До сих пор недостаточно полно изучены и охарактеризованы в геоботаническом отношении дубовые леса и редколесья, образованные *Q. pubescens*. Между тем эти дубняки и редколесья, примыкающие местами к возделываемым полям, выполняют важные почвозащитные и водоохранные функции, а *Q. pubescens*, являясь светолюбивой и весьма засухоустойчивой породой, может быть использован для облесения сухих каменистых склонов и введения в культуру в аридных предгорьях Дагестана.

Quercus pubescens — характерное дерево Средиземноморской ботанико-географической области. По данным А. А. Гроссгейма (1949), В. П. Малеева и С. Я. Соколова (1951), В. Б. Сочавы (1956) и В. И. Матикашвили (1961), в Средней Европе дуб пушистый идет далеко на север, а в СССР представлен на ограниченной площади: в Молдавии, в Крыму, на северо-западе Главного Кавказского хребта, в предгорном Дагестане и северо-восточном Азербайджане. «В двух изолированных популяциях Северного Кавказа (Анапа—Туапсе, Махачкала—Худет), — пишет Ю. Л. Меницкий (1971 : 141), — обитает один и тот же вид пушистого дуба — *Q. pubescens*, формы которого по всем признакам листовой пластинки, характеру опушения вегетативных органов и форме плюсок относятся к южноевропейскому подвиду — *Q. pubescens*».

Сообщества *Q. pubescens* приурочены к коричневым или сухим каменистым сильноскелетным и малоразвитым почвам. На Кавказе и в Крыму сообщества дуба пушистого обычно перемежаются с растительностью типа шибляка. Многие шибляковые ассоциации в Дагестане возникли на месте вырубленных лесов из *Q. pubescens*. В то же время дуб пушистый встречается в арчевых и сосновых аридных редколесьях с сухолюбивыми травами и кустарниками.

Состав и строение сообществ из *Q. pubescens* разнообразны и различны в разных районах. Так, в Новороссийской геоботанической провинции Кавказа дуб пушистый, как отмечает Матикашвили (1961), «принимает участие в образовании несомкнутых ценозов типа светлых лесов или аридных редколесий вместе с можжевельниками (*J. oxycedrus*, *J. foetidissima*, *J. excelsa*), соснами (*P. pithyusa*, *P. pallasiana*, *P. stankewiczii*), фисташником (*P. mutica*), с держидеревом (*Paliurus spina-christi*), иглицей (*R. ponti-*

cus), низкорослым жасмином (*J. fruticans*), скумпией и др.» (стр. 220). По данным Сочавы (1956), наиболее постоянным спутником пушистого дуба между Геленджиком и Новороссийском является грабинник, а из других древесных пород местами встречаются *Fraxinus oxycarpa*, *Pistacia mutica* и *Juniperus oxycedrus*. Здесь сообщества дуба пушистого распространены в нижней части склонов южной экспозиции до высоты 200 м над ур. м.

В новейшей работе Меницкого (1971 : 141) отмечается, что «*Q. pubescens* встречается в сухих районах приморской зоны, обычно в местах господства сильных ветров, где образует характерную ассоциацию „шибляк" (Новороссийск—Туапсе), а также поднимается в горы до высот 600—800 м над ур. м.»

В юго-восточной части Кавказа (Прибрежный Дагестан и северный Азербайджан) дуб пушистый участвует в изреженных насаждениях вместе с боярышниками, держидеревом, гранатником и др. (Матикашвили, 1961 : 220).

Других более полных геоботанических описаний дубняков из *Q. pubescens* в северо-западной части южного склона Главного Кавказского хребта и Азербайджана нам неизвестно. В капитальной монографии Л. И. Прилипко (1954), посвященной лесной растительности Азербайджана, приводится общая характеристика леса с преобладанием или участием *Q. pubescens* и отмечается, что «самостоятельные чистые дубравы из дуба пушистого в Азербайджане почти не встречаются. Обычно дуб пушистый в виде примеси участвует в смешанных дубово-карагачевых низовых лесах или в грабово-дубовых (из дуба иберийского) на склонах гор» (стр. 117). И. Н. Елагин (1953 : 192) пишет, что «в крайней западной части северного склона Кавказского хребта характерным элементом редкостойных ксерофильных лесов является дуб пушистый. Высоких древостоев он не образует, производительность не превышает IV бонитета. Дуб пушистый растет почти исключительно на сухих известковых склонах». Д. И. Красильников (1963), а также Д. И. Красильников и Б. И. Абакарова (1970) пишут, что в дубравах Западного Кавказа присутствие дуба пушистого отмечается значительно реже, чем это имеет место в действительности. Несколько лучше изучены в геоботаническом отношении сообщества пушистого дуба и группировки ксерофитных редколесий в Дагестане (Львов, 1964). В пределах Дагестана *Q. pubescens* приурочен к склонам южной и северной экспозиции, к коричневым или сухим маломощным каменисто-щебнистым почвам на элювии—делювии известняков и песчанисто-глинистых сланцев (Солдатов, 1956; Остапенко, 1968) низких предгорий (200—500 м над ур. м.). Реже он встречается в виде примеси в низовых смешанных дубовых лесах дельты Самура.

Передовые хребты сложены преимущественно третичными породами, среди которых преобладают толщи темных серых сланцевых глин и более твердых бурых или красноватых песчаников и известняков (Добрынин, 1948). Климат здесь континентальный, засушливый. Лето жаркое и сухое. Ветры наблюдаются очень часто и достигают значительной силы. Средняя годовая температура воздуха 12°; средняя январская 1.5°, средняя июльская 24.1°. Количество осадков за год от 250 до 400 мм, основная масса которых выпадает весной и осенью. Таким образом, дубняки из дуба пушистого произрастают в условиях постоянного недостаточного увлажнения.

Дубовые леса из *Q. pubescens* в сухих предгорьях давно вырублены, отдельные участки производных дубняков сохранились в труднодоступных местах. Возобновление в них, как правило, порослевое, сомкнутость крон низкая, 0.2—0.5, реже 0.7; средний возраст 40—50 лет, бонитет V. Прослеживаются переходы от сомкнутых дубрав с относительно мезофитным травяным покровом к разреженным открытым редколесьям и кустарниковым зарослям с ксерофитным травяным покровом. На составе и структуре дубняков и редколесий из дуба пушистого сказываются как долголетние рубки и пастьба скота, так и экологические условия их произрастания. Так, на коричневых лесных почвах северных склонов дуб пушистый образует дубравы, в которых *Q. pubescens* сопровождают *Acer campestre* L., *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus suberosa* Moench, *Carpinus caucasica* Grossh., *Pyrus caucasica* An. Fed. Напротив, на неразвитых маломощных каменисто-щебнистых почвах сухих эродированных склонов спутниками дуба пушистого являются *Juniperus polycarpos* C. Koch, *Celtis glabrata* Stev., *C. caucasica* Willd., *Pyrus salicifolia* Pall. и др. В лучше сохранившихся мезофитных ассоциациях дубняков в подлеске наблюдаются *Cornus mas* L., *Prunus divaricata* Ledeb., *Euonymus verrucosa* Scop., *Ligustrum vulgare* L., *Lonicera caprifolium* L. и др. В более разреженных дубняках и редколесьях появляются виды *Crataegus*, *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey., *Lonicera iberica* M. B., *Spiraea hypericifolia* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Paliurus spina-christi*, *Cerasus incana* (Pall.) Spach, *Berberis vulgaris* L., *Cotoneaster racemiflora* (Desf.) C. Koch, *Ephedra procera* Fisch. et Mey., *E. distachya* L.

Неоднороден и травяной покров в различных ассоциациях дубняков и редколесий. Наряду с лесными и луговолесными встречаются степные, нагорноксерофитные виды, а в результате выпаса появились сорные растения. Для некоторых ассоциаций редколесий с участием дуба пушистого характерны эндемичные виды.

В результате изучения дубрав и редколесий, образованных *Q. pubescens*, выделен ряд ассоциаций. Приводим их краткое описание — от лучше сохранившихся сомкнутых дубрав с относительно мезофитным видовым составом до разреженных палиурусовых дубняков и зарослей шибляка с ксерофитным видовым составом.

Ассоциация Quercus pubescens+Acer campestre — Cornus mas — herbae (*Poa nemoralis*, *Asparagus verticillatus*, *Stellaria media*). Сообщества этой ассоциации описаны в конце октября 1970 г. на правом берегу р. Черкес Озень на северном склоне крутизной 25° в районе курорта «Талги». Высота 250—300 м над ур. м. Почвы преимущественно коричневые. На поверхность выходят материнские породы из песчаника, некоторые из них покрыты мхами. Подстилка из опавших листьев до 4 см толщины. Древостой порослевый, высота 6—8 м, диаметр ствола 10—12 см, сомкнутость крон 0.6—0.7. Возраст 45—50 лет, бонитет V, состав древостоя 9 Дп 1 Кл+Яс Вяз. Семенное возобновление одиночными сеянцами. Сомкнутость подлеска 0.2—0.3. В его составе преобладает *Cornus mas*, встречаются также *Crataegus kyrtostyla* Fingerh., *Mespilus germanica* L., *Lonicera caprifolium*, *Euonymus verrucosa*, *Rosa canina* L., *Prunus divaricata*, а на опушке — *Rhamnus pallasii*, *Spiraea hypericifolia*, *Lonicera iberica* и *Cotoneaster racemiflora*.

В травяном покрове (покрытие 35—40%) отмечены *Poa nemoralis* L., *Melica picta* C. Koch, *Dactylis glomerata* L., *Cynosurus echinatus* L., *Asparagus verticillatus* L., *Anthriscus longirostris* Bertol., *Stellaria media* (L.) Cyr., *Fragaria moschata* Duchartre, *Viola odorata* L., *Arabis excelsa* Prokh., *Sedum caucasicum* (Grossh.) Boriss., *Rumex tuberosus* L., *Achillea millefolium* L., *Origanum vulgare* L., *Linosyris vulgaris* Cass. ex Less., *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Inula britannica* L., *Polygonum aviculare* L., *Lamium purpureum* L., *Ajuga genevensis* L.

Ассоциация Quercus pubescens — Crataegus pentagyna — Lithospermum purpureo-coeruleum. Сообщества данной ассоциации сохранились и описаны на покатых восточных склонах (330 м над ур. м.) отрогов хребта, в 3 км от курорта «Талги». Почва коричневая, слабоскелетная. Основу порослевого древостоя составляет *Q. pubescens* 7—8 м высоты при диаметре 15—20 см. Сомкнутость крон 0.6. Возраст 40 лет, бонитет V. В качестве примеси встречаются деревца *Pyrus caucasica*, *Acer campestre*, *Ulmus suberosa*. Семенного возобновления почти нет.

В выраженном ярусе подлеска наиболее часто встречается *Crataegus pentagyna* Waldst. et Kit. Обычны также *Lonicera iberica*, *Ligustrum vulgare*, *Cornus mas*, *Lonicera caprifolium*, *Cotoneaster multiflora* Bunge. Реже встречаются *Rhamnus pallasii*, *Rh. cathartica*, *Rosa canina*, *Pyrus salicifolia*.

Травяной покров сомкнутый, особенно в просветах, и наряду с лесными и опушечными видами содержит много степных. Основу травостоя в середине сентября 1962 г. составил *Lithospermum purpureo-coeruleum* L. с значительным участием *Phleum phleoides* (L.) Simonk. и *Dactylis glomerata*. Преимущественно под пологом деревьев растут лесные и опушечные виды: *Asparagus verticillatus*, *Arabis excelsa*, *Viola odorata*, *Poa nemoralis*, *Agrimonia eupatoria* L., *Clinopodium vulgare* L., *Origanum vulgare*, *Oryzopsis virescens* (Trin.) G. Beck., *Vicia truncatula* Fisch., *Fragaria vesca* L., *Antitoxicum scandens* (Somm. et Lev.) Pobed.

В окнах и на прогалинах растут главным образом луговостепные виды: *Filipendula hexapetala* Gilib., *Galium verum* L., *Phlomis tuberosa* L., *Tlaspi perfoliatum* L., *Vinca herbacea* Waldst. et Kit., *Teucrium chamaedrys* L., *Ajuga orientalis* L., *Echinops spaerocephalus* L., *Inula germanica* L., *Euphorbia iberica* Boiss., *Potentilla recta* L., *Elisanthe noctiflora*.

Ассоциация Quercus pubescens — Spiraea hypericifolia — herbae (*Stellaria holostea*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*). Пробная площадь описана 8 апреля 1962 г. на северном склоне Атлыбуюнского перевала, высота над уровнем моря 450 м. Почва коричневая. Покатые склоны на значительном протяжении покрыты порослевым мелколесьем. Основу зарослей составляют искривленные стволики *Quercus pubescens*, достигающие 3 м высоты при диаметре 4—6 см. Сомкнутость крон 0.5. Семенное возобновление отсутствует. К дубу пушистому примешиваются такой же высоты деревца *Q. petraea*, *Fraxinus excelsior*, *Pyrus caucasica*, *Acer campestre*, *Carpinus caucasica*.

В кустарниковом ярусе с сомкнутостью 0.3—0.4 доминирует *Spiraea hypericifolia*. Реже встречаются *Euonymus verrucosa*, *Rhamnus cathartica*, *Lonicera caprifolium*, *L. iberica*, *Cornus mas*, *Rosa canina*. Травяной покров густой, общее покрытие 90%. В состоянии цветения 8 апреля были *Stellaria holostea* L., *S. media*, *Viola odorata*, *Tulipa biebersteiniana* Schult., *Thlaspi perfoliatum*, *Ajuga orientalis*, *Vinca herbacea*, *Melica picta*, *Carex silvatica* Huds., *Lamium purpureum*, *Lithospermum arvense* L., *Arabis hirsuta* (L.) Scop., *Alliaria officinalis* Andrz. ex M. B., *Cardamine hirsuta* L., *Orchis flavescens* C. Koch, *Taraxacum vulgare* (Lam.) Schreb., *Anthriscus longirostris*, *Corydalis marschalliana* (Pall.) Pers., *Veronica crista-galli* Stev., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Valerianella coronata* (L.) DC. Кроме того, на описываемой площади вегетировали *Vicia truncatula* Fisch., *Galium aparine* L., *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Danaa nudicaulis* (M. B.) Grossh., *Asparagus verticillatus*, *Fragaria vesca*, *Serratula quinquifolia* M. B., *Phlomis tuberosa*, *Hippomarathrum caspicum* (DC.) Grossh., *Dictamnus caucasicus* Fisch. ex Grossh., *Potentilla argentea* L., *Allium paradoxum* (M. B.) G. Don, *Ornithogalum pyrenaicum* L., *Arabis auriculata* Lam.

Ассоциация Quercus pubescens+Crataegus kyrtostyla — Phleum phleoides. Пробная площадь описана 23 V 1963 в районе курорта «Талги» на высоте 300 м над ур. м.; склон южный. Почва каштановая. Низкорослые, с искривленными стволами и сильно курчавыми листьями деревца *Quercus pubescens* едва достигают 4 м высоты и 4—5 см в диаметре. Такой же высоты встречаются деревца *Crataegus kyrtostyla*. Сомкнутость крон 0.4—0.5. Возобновление порослевое, возраст 25—30 лет, бонитет V. Помимо боярышника, в подлеске растут *Mespilus germanica*, *Pyrus salicifolia*, *Lonicera iberica*, *Rosa canina*, *Spiraea hypericifolia*, *Rhamnus pallasii*.

Травяной покров (покрытие 85%) очень неоднороден. На полянах доминируют *Phleum phleoides*, *Festuca sulcata* Hack., *Bromus tectorum* L., *Dactylis glomerata*, *Poa bulbosa* L., *Stipa capillata* L., *Avena ludoviciana* Durand., *Allium rotundum* L., *Linosyris villosa* (L.) DC., *Origanum vulgare*, *Vinca herbacea*, *Filipendula hexapetala*, *Phlomis tuberosa*, *Fragaria viridis* Duchartre. Под деревьями наблюдаются *Asparagus verticillatus*, *Viola sylvestris* Lam., *Arabis excelsa*, *Galium aparine*, *Lamium album* L., *Anthriscus longirostris*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Antitoxicum scandens*.

Ассоциация Quercus pubescens — Artemisia taurica. Сообщества данной ассоциации приурочены к светлокаштановым почвам глинисто-каменистых юго-восточных склонов (крутизной 35°) левого берега р. Черкес Озень, в 3—4 км от курорта «Талги». Деревца *Quercus pubescens* растут одиночно и группами, их стволы достигают 5—6 м высоты при диаметре 8—12 см. Сомкнутость крон 0.1—0.3, бонитет V. Единичными экземплярами встречаются деревца *Ulmus suberosa* и *Celtis glabrata* до 3 м высоты, диаметр ствола 5 см. Семенное возобновление отсутствует.

Подлесок не сомкнут, образован кустами *Crataegus* sp., *Rhamnus pallasii*, *Rosa spinosissima*, *Mespilus germanica*, *Cotoneaster racemiflora*.

Под деревцами покрытие травами 20—30%, на полянах между ними до 85%. На открытых полянах доминирует *Artemisia taurica* Willd., встречаются также *Andropogon caucasicum* Trin., *Cynosurus echinatus*, *Melica transsilvanica* Schur, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn., *Linosyris villosa*, *L. vulgaris*, *Herniaria incana* Lam., *Dianthus pallidiflorus* Ser., *Achillea millefolium*, *Linaria genistifolia*, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Capparis spinosa* L., *Asparagus verticillatus*, *Origanum vulgare*, *Galium verum*, *Jurinea arachnoidea* Bunge, *Salvia aethiopis* L., *Bupleurum polyphyllum* Ledeb., *Phlomis pungens* Willd., *Sedum acre* L.

Отмечено обилие сорных растений: *Atriplex patula* L., *Chenopodium hybridum* L., *Delfinium divaricatum* Ledeb., *Polygonum aviculare* L., *Xeranthemum cylindraceum* Smith, *Eryngium campestre* L., *Carthamus lanatus* L., *Centaurea squarrosa* Willd., *C. solstitialis* L.

Ассоциация Quercus pubescens + Celtis glabrata — Paliurus spina-christi — herbae (*Phleum phleoides*, *Coronilla varia*, *Teucrium chamaedrys*). Сообщества дубового редколесья с деревцами *Celtis glabrata* и *C. caucasica* встречаются на левом берегу р. Рубас, в 16—20 км от селения Хучни Табасаранского района (вниз по течению реки). Обрывистые скалистые склоны берега сложены песчаниками. В изреженном древостое преобладают деревца *Q. pubescens*, реже *Q. petraea*, *Celtis glabrata* и *C. caucasica*. Искривленные, порослевого происхождения деревца дуба достигают около 7 м высоты при диаметре 8—9 см. Возраст 45—50 лет, бонитет V, сомкнутость крон 0.2—0.3.

Кустарники размещаются группами или куртинами с сомкнутостью 0.4—0.5. В видовом составе доминирует *Paliurus spina-christi*, достигающий 2.5 м высоты. Из других видов отмечены *Rhamnus pallasii*, *Rh. spathulifolia* Fisch. et Mey., *Lonicera iberica*, *Pyrus salicifolia*, *Cotoneaster multiflora*, *Cerasus incana*, *Crataegus kyrtostyla* и изредка *Jasminum fruticans* L., *Ligustrum vulgare*, *Euonymus verrucosa*.

В несомкнутом неравномерно развитом травяном покрове в конце мая 1962 г. отмечены *Phleum phleoides*, *Poa bulbosa*, *Dactylis glomerata*, *Bromus riparius* Rehm., *Aegilops cylindrica* Host., *Stipa pontica* P. Smirn., *Coronilla varia* L., *Medicago minima*, *Verbascum formosum* Fisch., *Veronica caucasica* M. B., *Helianthemum lasiocarpum* Willk., *Vinca herbacea*, *Jurinea arachnoidea*, *Thymus marschallianus*, *Teucrium chamaedrys*, *Echium rubrum* Jacq., *Filago arvense*, *Tragopogon graminifolius*, *Xeranthemum squarrosum* Boiss., *Linum austriacum* L., *Potentilla recta*, *Rumex tuberosus*, *Antitoxicum scandens*, *Silene conica* L., *Salvia nemorosa*, *Melandrium album*, *Asparagus verticillatus*, *Achillea millefolium*, *Fragaria moschata*, *Caucalis lappula* (Web.) Grande, *Reseda lutea* L.

Ассоциация Quercus pubescens — Paliurus spina-christi — herbae (*Festuca sulcata*, *Teucrium polium*, *Galium verum*, *Linosyris villosa*). Сообщества дуба пушистого с держидеревом встречаются на каштановых маломощных суглинисто-щебнистых почвах южных и юго-западных склонов горы Таркитау в окрестностях Махачкалы, на высоте от 100 до 350 м над ур. м. Деревца *Quercus pubescens* растут по 2—4 в гнезде, сильно ветвистые, корявые. Средняя высота 4 м при диаметре стволов 6—7 см. Возраст 25—30 лет, бонитет Va. Возобновление порослевое. К дубу пушистому примешиваются деревца *Q. petraea* и *Ulmus suberosa*. В подлеске доминирует *Paliurus spina-christi*. Рассеянно встречаются также *Rhamnus pallasii*, *Crataegus pentagyna*, *Cotoneaster racemiflora*, *Lonicera iberica*, изредка *Amygdalus nana* L., *Ephedra distachya* L., *Astragalus denudatus* Stev.

Травяной покров разнообразен, богат видами, но ни один из них не доминирует, преобладают степные и сорные виды, под пологом наблюдаются лесные элементы. Заметное участие принимают злаки *Festuca sulcata*, *Koeleria gracilis* Pers., *Agropyron cristatum*, *Poa bulbosa*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana* Trin., *Phleum phleoides*, *Bromus japonicus*, *Milium vernale* M. B., *Hordeum bulbosum* L. Из бобовых изредка встречаются *Medicago coerulea* Less. ex Ledeb., *M. minima* Grufberg, *M. agrestis* Ten. ex DC., *Vicia narbonensis* L., *Trifolium scabrum* L., *T. arvense* L., *Oxytropis pilosa* (L.) DC. В составе разнотравья — *Teucrium polium* L., *T. chamaedrys*, *Arenaria serpyllifolia* L., *Iris pumila* L., *Vinca herbacea*, *Thymus marschallianus* Willd., *Galium verum*, *Herniaria incana*, *Helianthemum salicifolium* (L.) Mill., *Thalictrum minus*, *Filipendula hexapetala*, *Valeriana tuberosa* L., *Nonea decurrens* (C. A. Mey.) G. Don, *Linosyris vulgaris*, *L. villosa*, *Asparagus verticillatus*, *Dictamnus caucasicus*, *Eryngium campestre*, *Salvia nemorosa* L., *Trinia hispida* Hoffm., *Tragopogon graminifolius* DC., *Xeranthemum squarrosum* Boiss., *X. cylindraceum*, *Centaurea solstitialis* L., *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., *Onosma tinctorium* M. B., *Carthamus oxyacantha* M. B.

Ассоциация Quercus pubescens — Paliurus spina-christi+Astragalus denudatus — Teucrium polium. Сообщества данной ассоциации приурочены к каштановым каменисто-щебнистым почвам юго-западных склонов горы Таркитау. Стволы *Q. pubescens* 3—4 м высоты, их диаметр 5—6 см, сомкнутость крон 0.1—0.2. Древостой порослевый; возраст 20—25 лет. В качестве примеси встречаются деревца *Q. petraea*.

В кустарниковом ярусе чаще других наблюдаются *Paliurus spina-christi* и *Astragalus denudatus*. Шаровидные кусты астрагала приурочены к каменистым выходам на дневную поверхность. Другие виды кустарников представлены *Rhamnus pallasii*, *Cotoneaster integerrima* Medic., *C. racemiflora*, *Ephedra distachya*, *Lonicera iberica*, *Crataegus monogyna* Jacq.

Травяной покров разреженный; общее покрытие 15—20%. Доминируют ксерофитные виды и среди них *Teucrium polium*. В обилии sp.—sol. в начале августа 1968 г. росли *Festuca sulcata*, *Poa bulbosa*, *Koeleria gracilis*, *Bromus tectorum*, *Milium vernale*, *Medicago coerulea*, *Vicia narbonensis* L., *Glycyrrhiza glabra*, *Oxytropis pilosa*, *Lathyrus aphaca* L., *Teucrium chamaedrys*, *Iris pumila*, *Galium verum*, *Vinca herbacea*, *Linosyris vulgaris*, *L. villosa*, *Asparagus verticillatus*, *Thymus marschallianus*, *Scabiosa ochroleuca* L., *Seseli tortuosum* Waldst. et Kit., *Plantago lanceolata* L., *Helianthemum salicifolium*, *Erysimum canescens* Roth, *Herniaria incana*, *Hypericum perforatum* L., *Dianthus pallidiflorus* Ser., *Alcea rugosa* Alef., *Eryngium campestre*, *E. biebersteinii*, *Scabiosa micrantha* Desf., *Carthamus lanatus*. Вследствие многовековых безсистемных рубок и пастьбы скота дубовые леса из дуба пушистого сменяются шибляком с ксерофитным травяным покровом. Образуются открытые растительные группировки с голыми участками почвы. В зарослях шибляка *Quercus pubescens* встречается в виде порослевой кустарниковой формы. Шибляк с доминированием *Paliurus spina-christi* и участием *Q. pubescens* в Дагестане занимает большую территорию и создает характерный фитоландшафт в предгорьях. Заросли шибляка, но без дуба пушистого заходят по горным склонам и в горный Дагестан.

В состав разнообразных ассоциаций шибляка с участием *Q. pubescens* входят колючие кустарники: *Paliurus spina-christi*, *Rhamnus pallasii*, *Rh. cathartica*, *Mespilus germanica*, *Rosa spinosissima*, *R. canina*, *Berberis vulgaris*, *Astragalus denudatus*, *Prunus divaricata*, *P. spinosa* L., виды *Crataegus* и другие кустарники.

В травяном покрове преобладают ксерофитные виды, многие из которых свойственны местообитаниям с обилием сорняков. К числу их относятся *Marrubium vulgare* L., *M. leonuroides* Desr., *Peganum harmala* L., *Xeranthemum squarrosum*, *Eryngium campestre*, *Bromus tectorum*, *Filago arvensis*, *Xanthium spinosum* L., *Sisymbrium loeselii* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Cichorium* *intybus* L., *Convolvulus arvensis* L., *Cynodon dactilon* (L.) Pers., *Sideritis montana* L., *Erigeron canadensis* L., *Asperula humifusa* (M. B.) Bess.

Ранней весной развиваются синузии эфемеров *Erophylla verna* (L.) Boiss., *Holosteum umbellatum* L., *Alyssum desertorum* Stapf, *Bromus squarrosus* L., *B. tectorum* L. и эфемероидов (*Scilla sibirica* Andr., *Allium grande* Lipsky, *Allium paradoxum* (M. B.) G. Don, *Corydalis marschalliana* (Pall.) Pers., *C. tarkiensis* Prokh., *Ornithogalum tenuifolium* Guss., *Ficaria calthifolia* Reichb.). Нами (Львов, 1964) описано несколько ассоциаций палиурусового шибляка.

Quercus pubescens наблюдается также в арчевых и сосново-дубовых редколесьях. Очень интересные во флористическом отношении арчевые редколесья встречаются в районе курорта «Талги» в 18 км к югу от Махачкалы. Здесь арчевники приурочены к известняково-щебнистым обнаженным крутым склонам живописного ущелья Исти-сукака, к покатой плоскости, простирающейся от названного ущелья в сторону санатория «Талги», а также к склонам второго ущелья, тянущегося параллельно Исти-сукака. Талгинские арчевники характеризуются разнообразием, пестротой и мозаичностью растительных группировок, их разреженностью и ксерофитностью (Львов, 1969).

На более низких высотах указанной плоскости, изрезанной оврагами, вместе с *Juniperus polycarpos* C. Koch наблюдаются и деревца *Quercus pubescens* с интересными эндемами в травяном покрове: *Agropyron gracillimum* Nevsky, *Anthemis fruticulosa* M. B., *Astragalus alexandri* Char., *A. haesitabundus* Lipsky, *Convolvulus ruprechtii* Boiss., *Crambe gibberosa* Rupr., *Gypsophila capitata* M. B., *Matthiola daghestanica* (Conti) N. Busch, *Reseda globulosa* Fisch. et Mey., *Salvia canescens* C. A. Mey., *Salsola daghestanica* (Turcz.) Lipsky, *Serratula transcaucasica* Schmalh., *Teucrium canum* Fisch. et Mey.

Приводим описание двух ассоциаций арчевников с участием *Q. pubescens*.

Ассоциация Juniperus polycarpos + Quercus pubescens — Spiraea hypericifolia. Сообщества ассоциации приурочены к северным склонам оврагов, сложенных известняками мелового времени. Высота 320 м над ур. м. Почвы каменисто-щебнистые с примесью мелкозема. Поверхность почвы под деревцами *Juniperus polycarpos*, *Quercus pubescens* и кустами *Spiraea hypericifolia* покрыта куртинами мхов *Camptothecium lutescens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. и *Thuidium abietinum* (Schwaeger) Br., Sch. et Gmb.

На северных склонах оврагов растут отдельные деревца *J. polycarpos*, достигающие 5 м высоты при диаметре 11 см, и *Q. pubescens* до 4 м высоты и 8 см в диаметре с сомкнутостью крон не выше 0.1. Местами под кронами деревьев наблюдается семенное возобновление можжевельника. Кустарниковый ярус хорошо выражен и образован зарослями *Spiraea hypericifolia* с сомкнутостью крон 0.8. Из других видов отмечены *Juniperus oblonga* M. B., *Rhamnus pallasii*, *Cerasus incana*, *Lonicera iberica*, *Ephedra procera*, *Cotinus coggygria*, *Rosa spinosissima*, *Cotoneaster multiflora* Bunge.

В составе травостоя в середине июня 1963 г. наблюдались *Agropyron gracillimum*, *A. cristatum*, *Stipa caucasica*, *Koeleria gracillis*, *Phleum phleoides*, *Bromus riparius*, *B. briziformis* Fisch. et Mey., *Asparagus verticillatus*, *Fragaria moschata*, *Thalictrum minus*, *Allium moschatum* L., *Dictamnus caucasicus*, *Galium verum*, *Phlomis tuberosa*, *Vinca herbacea*, *Filipendula hexapetala*, *Bupleurum brachiatum* C. Koch, *Stachys atherocalyx* C. Koch, *Crambe gibberosa*, *Anthemis fruticulosa*, *Gypsophila capitata*, *Iris pumila*, *Thymus marschallianus*, *Linosyris villosa*, *Teucrium polium*, *Tordylium maximum* L., *Antitoxicum funebre* (Boiss. et Kotschy) Pobed.

Ассоциация Juniperus polycarpos+Quercus pubescens — Salvia canescens. Описываемые сообщества сохранились на склонах южной экспозиции покатой плоскости, простирающейся от санатория «Талги» к вершине ущелья Исти-сукака. Высота 330 м над ур. м. На каменисто-щебнистой почве растут рассеянно деревца *Juniperus polycarpos* до 4 м высоты и 12 см в диаметре. В качестве примеси встречаются такой же высоты деревца *Quercus pubescens*. В промежутках между деревцами выделяются куртины *Juniperus oblonga* со стелющимися побегами. Из других гемиксерофитных кустарников отмечены *Spiraea hypericifolia*, *Cotoneaster racemiflora*, *Ephedra procera*, *Cotynus coggygria*, *Cerasus incana*, *Lonicera iberica*, *Berberis vulgaris*, *Rhamnus pallasii*, *Rh. spathulifolia* Fisch. et Mey.

В травяном покрове доминирует *Salvia canescens*, характерны также такие эндемы, как *Stipa caucasica*, *Anthemis fruticulosa*, *Gypsophila capitata*, *Crambe gibberosa*, *Matthiola daghestanica*, *Teucrium canum*. Кроме того, были отмечены *Stipa stenophylla* Czern., *Poa bulbosa*, *Festuca sulcata*, *Artemisia caucasica* Willd., *Lappula saxatilis* (Pall.) Kusn., *Teucrium polium*, *Haplophyllum villosum* Juss., *Crupina vulgaris* Cass., *Fumana procumbens* (Dunal) Gren. et Godr., *Linum orientale* Boiss., *L. tenuifolium* L., *Dictamnus caucasicus*, *Thalictrum minus*, *Galium verum*, *Antitoxicum funebre*, *Stachys atherocalyx*, *Thymus marschallianus*, *Ziziphora serpyllacea* M. B., *Salvia verbascifolia* M. B., *Echium rubrum*, *Asparagus verticillatus*, *Jurinea arachnoidea*, *Linosyris villosa*, *Filipendula hexapetala*, *Pyrethrum corymbosum* (L.) Willd.

Таким образом, в талгинских арчевниках доминируют нагорно-ксерофитные виды, среди которых встречаются интересные эндемы. Об относительно хорошей сохранности этих редколесий свидетельствует тот факт, что в них отсутствует *Paliurus spina-christi*.

Сосновые и сосново-дубовые редколесья с участием *Quercus pubescens* выявлены на сухих каменистых северных склонах передовых хребтов, сложенных песчаниками, начиная от ст. Чирюрт Кизилюртовского района и далее на юго-восток мимо селения Кумторкала и южнее Махачкалы; общая протяженность их свыше 50 км (Львов, 1959, 1965). Можно думать, что эти редколесья являются послеледниковыми остатками сосновых лесов, ранее широко распространенных по склонам гор Внешнегорного (Каспийского) Дагестана.

Сосновые и сосново-дубовые редколесья сухих предгорий существенно отличаются от сосновых лесов Нагорного Дагестана. В их видовом составе немало представителей аридных редколесий (*Q. pubescens*, *Celtis glabrata*, *Pyrus salicifolia*, *Cotynus coggygria*, *Rhamnus pallasii*, *Astragalus denudatus*, *Cerasus incana*, *Ephedra distachya*).

Травяной покров ксерофитный и слабо развит, лесные формы почти отсутствуют. Здесь встречаются представители псаммофитной флоры, заходящие, видимо, с ближайшего песчаного Кумторкалинского бархана, как например *Artemisia arenaria* DC., *Centaurea arenaria* M. B., *Asperula graveolens* M. B., *Secale silvestris* Host, а также целый ряд степных и других ксерофитных элементов (*Festuca sulcata*, *Teucrium polium*, *T. orientalis* L., *Helichrysum plinthocalyx* (C. Koch) D. Sosn., *Hippomarathrum caspicum* и др.).

Приведенные данные показывают, что вследствие длительной эксплуатации дубняки из *Quercus pubescens* деградируют; вначале они сменяются шибляковыми дубняками с *Paliurus spina-christi* в подлеске, затем зарослями ксерофитных и гемиксерофитных кустарников с доминированием держидерева и с участием кустарниковой формы *Q. pubescens*. Иногда дубняки постепенно сменяются сухой послелесной степью. Разнообразные ассоциации зарослей шибляка с *Q. pubescens* занимают большую территорию и являются характерным фитоландшафтом сухих предгорий Дагестана. Все это свидетельствует о том, что в прошлом дубовые леса, образованные дубом пушистым, имели широкое распространение. В настоящее время они сохранились отдельными куртинами в малодоступных местах или на сильно эродированных каменистых склонах, не пригодных для земледелия. В лучше сохранившихся дубняках без *Paliurus spina-christi* в подлеске видовой состав более мезофитный. В сильно нарушенных разреженных дубняках с *P. spina-christi* в подлеске видовой состав более ксерофитный. Среди кустарников преобладают средиземноморские виды. В арчевых и сосновых редколесьях с участием *Q. pubescens* в травостое преобладают ксерофиты, среди них встречаются редкие эндемы. Арчевые и сосновые редколесья не переходят в палиурусовый шибляк.

Дагестанские дубняки из дуба пушистого отличаются видовым составом от соответствующих сообществ Новороссийской геоботанической провинции. Дубняки, арчевые и сосновые редколесья, а также заросли шибляка с участием дуба пушистого имеют в условиях Дагестана большое противоэрозионное значение. Поэтому они должны разумно эксплуатироваться; это касается, в частности, их распашки под культурные поля.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Добрынин Б. Ф. (1925). Ландшафтные (естественные) районы и растительность Дагестана, 1. — Добрынин Б. Ф. (1948). Физическая география СССР. — Елагин И. Н. (1954). Дубовые леса крайней северо-западной части северного склона Кавказского хребта. В кн.: Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. — Красильников Д. И. (1963). Дуб пушистый *Quercus pubescens* Willd. в лесах Западного Кавказа. Бот. ж., 48, 5.— Красильников Д. И. и Б. И. Абакарова. (1970). Роль опушения в таксономии робуроидных дубов Кавказа. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXV, 6. — Львов П. Л. (1959). Фрагменты соснового редколесья в сухих предгорьях Дагестана. Бот. ж., 44, 11. — Львов П. Л. (1964). Леса Дагестана. — Львов П. Л. (1965). Дубовые леса Дагестана. Науч. докл. высш. школы, сер. биол. науки, 4. — Львов П. Л. (1966). Закономерности распространения лесов Дагестана и их классификация. Бот. ж., 51, 3. — Львов П. Л. (1969). Арчевые редколесья Дагестана. Бот. ж., 54, 9. — Львов П. Л. (1971). Региональные особенности редколесий дуба *Quercus macranthera* в Дагестане. Бот. ж., 56. 5. — Малеев В. П. и С. Я. Соколов. (1951). *Quercus* — дуб. Деревья и кустарники СССР, II. — Матикашвили В. И. (1961). Дуб пушистый. Дендрофлора Кавказа, II. — Меницкий Ю. Л. (1971). Дубы Кавказа. — Остапенко Б. Ф. (1968). Диагностика и хозяйственная группировка типов леса северного склона Большого Кавказа. Тр. Харьковск. с-х. инст., LXXII. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана. — Солдатов А. С. (1956). Почвенная карта Дагестанской АССР. — Сочава В. Б. (1956). Присредиземноморские дубовые леса из пушистого дуба. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснит. текст к Геобот. карте СССР, 1.

Дагестанский
государственный университет,
Махачкала.

(Получено 8 X 1971).

УДК 582+581.9]582.635.1

И. А. Грудзинская

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ И АРЕАЛЕ СЕКЦИИ *CHAETOPTELEA* РОДА *ULMUS*

I. A. GRUDZINSKAYA. ON TAXONOMIC POSITION AND AREA OF THE SECTION *CHAETOPTELEA*, GENUS *ULMUS*

Chaetoptelea рассматривается как западногималайско-американская секция рода *Ulmus*, включающая американские виды *U. mexicana*, *U. alata* и западногималайский вид *U. villosa*. Современный дизъюнктивный ареал секции Северная Америка—Центральная Америка—Западные Гималаи дополняет ископаемый миоценовый *U. komarovii*, найденный в Европе (Швейцария). Распространение секции подтверждает мнение о тесных связях между лесными элементами древних субтропических флор Старого и Нового Света (Попов, 1963), а также принадлежность Западных Гималаев к флористической области Древнего Средиземья.

Впервые название *Chaetoptelea* использовано в ранге монотипного рода (*Chaetoptelea mexicana* Liebman, 1850). Однако монограф сем. *Ulmaceae* Планшон (Planchon, 1873) не признал его самостоятельности и включил в подрод *Oreoptelea* рода *Ulmus* под названием *Ulmus mexicana*. Позднее Шнайдер (Schneider, 1916) в монографической обработке рода *Ulmus* придал *Chaetoptelea* ранг секции, поместив в нее 3 вида: *U. mexicana* (Liebm.) Planch., *U. alata* Michx. и *U. thomasii* Sarg. (как *U. racemosa* Thom.).

Некоторые американские исследователи продолжали рассматривать *Chaetoptelea* в качестве самостоятельного рода, считая бескрылость плодов основным диагностическим признаком, позволяющим отделить его от *Ulmus* (Standley, 1922). Активно поддержал это мнение Свайтцер (Sweitzer, 1971), использовавший ряд других признаков для обособления *Chaetoptelea*.

Мы уже указывали (Грудзинская, 1967), что в пределах рода *Ulmus* есть все переходы от ширококрылых плодов, плодов со сравнительно узкими крыльями (*U. parvifolia* Jacq.), с полностью или частично редуцированным крылом на половине плода, соответствующей стерильному плодолистику (у многих представителей *U. crassifolia* Nutt.), до мешкообразных бескрылых плодов у *U. thomasii* Sarg., часто имеющих в верхней части небольшой вырост — недоразвившееся крыло. Этот ряд завершают бескрылые плоды видов *U. mexicana*, *U. alata*[1] и *U. villosa* Brandis; у них функцию распространения выполняют длинные реснички, окаймляющие плод.

Таким образом, в пределах рода *Ulmus* есть несколько видов с бескрылыми плодами и виды, у которых варьирует степень окрыленности плода. Учитывая это, мы не считаем целесообразным выделять из *Ulmus* род *Chaetoptelea* на основании бескрылости плода. Следует отметить также, что исследователи, обособляющие *U. mexicana* в род *Chaetoptelea*, мирятся с оставлением в пределах рода *Ulmus* других видов с аналогичными бескрылыми плодами, в том числе американского *U. alata* и гималайского *U. villosa*, несомненно близкородственных *U. mexicana*.

Свайтцер предлагает считать отличительным признаком *Chaetoptelea* характер жилкования листьев, при этом он ссылается на Лео Хики (Leo Hickey), который отличает по жилкованию ископаемые *Ulmus* от *Chaetoptelea*.

Исследователям, работающим как с ископаемыми, так и с современными видами, хорошо известно, что особенности жилкования листьев часто используются у *Ulmus* в качестве межвидовых диагностических признаков и диапазон изменчивости этого признака в пределах рода очень велик. Жилкование варьирует от типичного краспедодромного (с четким вхождением боковых жилок в зубцы) до не менее типичного камптодромного (с краевой сетью анастомозирующих жилок). Есть примеры и внутривидовой изменчивости жилкования.

В пределах *Ulmus* жилкование листьев у *U. mexicana* не представляет собой крайних форм и не может служить основанием для выделения этого вида в самостоятельный род. Свайтцер отличает *Chaetoptelea* и по характеру распределения сосудов в древесине, считая, что у *Chaetoptelea* сосуды распределены одиночно и радиально, у *Ulmus* же преимущественно одиночно и в группах (clustered). Однако даже судя по приводимым им выборочным данным, характер распределения сосудов очень варьирует и сходными в этом отношении оказываются виды как близкого, так и далекого родства. В связи с этим для *Ulmus* диагностичность данного признака, непосредственно зависящего от условий роста, подвергается сомнению. Другим признаком, обособляющим *Chaetoptelea*, Свайтцер считает отсутствие спиральных утолщений в сосудах. Однако известно, что у *Ulmus* спиральные утолщения есть только в мелких сосудах, в мельчайших сосудах они были найдены у *Chaetoptelea* (Record a. Hess, 1944; Паланджян, 1953).

Монографически изучившая строение древесины ильмовых Паланджян, основываясь также на исследованиях Рикорда, указывает: «Основным отличием древесины хетоптелеи от древесины ильмов является преобладание у первой паренхимы в группе мелких просветов, т. е. как раз тот признак, который отделяет виды *U. alata*, *U. thomasii* от других видов *Ulmus*» (Паланджян, 1953, стр. 137).

---

[1] Латинское название «alata» и местное «winged» (крылатый) дано этому виду за крылатые побеги. Крылатость им придают тонкие пробковые наросты, расположенные в одной плоскости.

Таким образом, некоторая специфика строения древесины (по совокупности признаков) может быть и свойственна секции *Chaetoptelea* по сравнению с остальными секциями *Ulmus*, но она не столь значительна, чтобы подтверждать обособление в самостоятельный род ни всей секции *Chaetoptelea*, ни тем более одного из ее представителей (*U. mexicana*).

Все сказанное позволяет считать, что *U. mexicana* по праву занимает место в пределах рода *Ulmus*, а *Chaetoptelea* следует рассматривать в ранге секции. Но объем секции *Chaetoptelea*, как он понимался Шнайдером и большинством современных исследователей, вызывает ряд возражений.

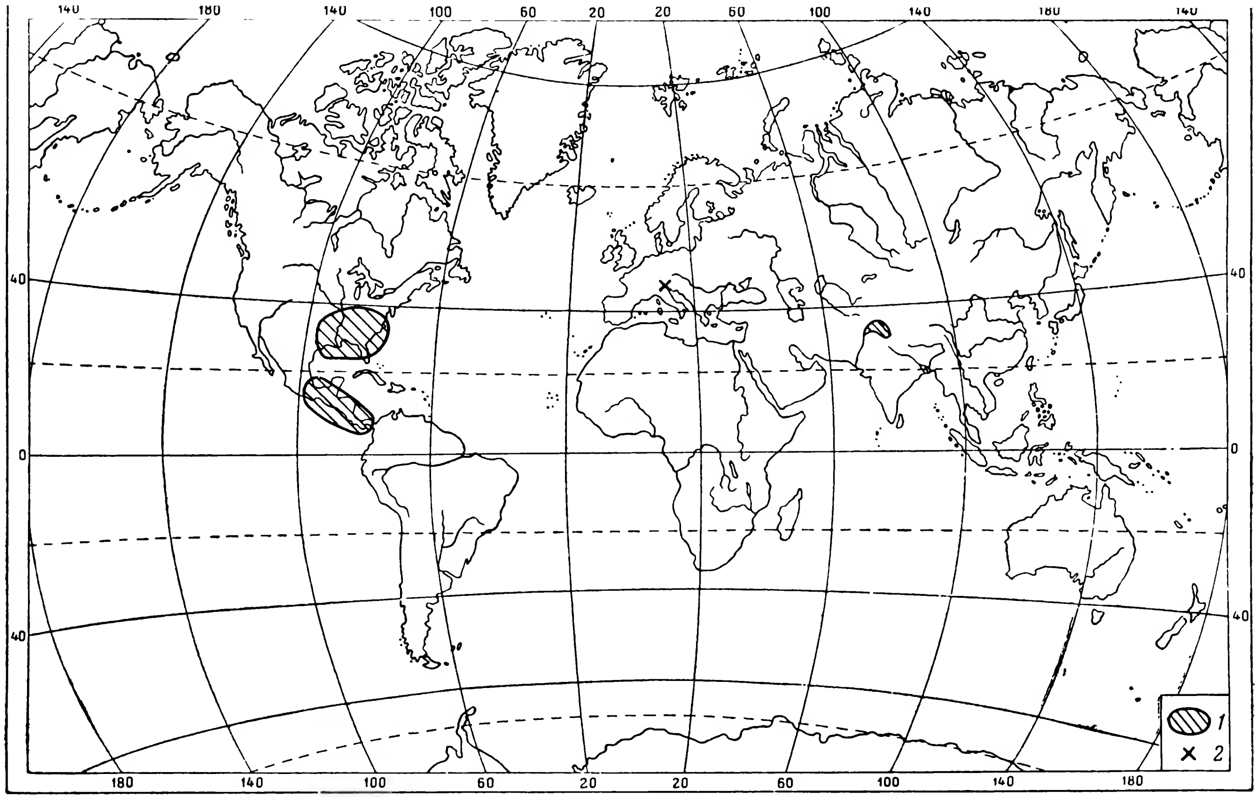
В секцию *Chaetoptelea* должен быть включен западногималайский *U. villosa*. В монографической обработке рода *Ulmus* Шнайдер поместил *U. villosa* в секцию *Madocarpus* (=секц. *Ulmus*) в одну серию с *U. macrocarpa* Hance, *U. wallichiana* Planch. Это несомненно было ошибкой. *U. villosa* по всем признакам соответствует секции *Chaetoptelea*. Основными отличиями его от *U. mexicana* являются головчатые соцветия и наличие на плодах, помимо характерного для секции опушения, железистых палочковидных окрашенных волосков (железок) — отличия вполне допустимые у видов одной секции.

Введя западногималайский вид *U. villosa* в секцию *Chaetoptelea*, мы исключаем из ее состава *U. thomasii*. Установление генетических связей *U. thomasii* (=*U. racemosa* Thom.) вызывало затруднения и у предыдущих исследователей. Планшон не дал ему видового ранга, предположив, что он «весьма вероятно относится» к *U. americana* (Planchon, 1873 : 155). Некоторые исследователи признали его за самостоятельный вид этого же родства, включив в секцию *Blepharocarpus* (Dippel, 1892; Ascherson u. Graebner, 1911), но Шнайдер поместил его в секцию *Chaetoptelea* (Schneider, 1916), что было принято и последующими авторами (Rehder, 1949; Ellias, 1970). Указанные разногласия объясняются наличием у *U. thomasii* ряда межсекционных признаков. Проведенный нами морфологический анализ дает основание предполагать, что *U. thomasii* — межсекционный гибридный вид, объединяющий признаки секции *Chaetoptelea* и *Blepharocarpus*.

В связи с этим интересно было проанализировать флавоноидный состав *U. thomasii* и представителей близких секций, поскольку Сантамоур (Santamour, 1972) на искусственно полученных гибридах *Ulmus* подтвердил, что у гибридов суммируются флавоноидные наборы родительских форм. Таким образом, можно было ожидать, что у гибридов число флавоноидов будет больше, чем у негибридных форм (в известных пределах, конечно) и что состав флавоноидов гибридного вида может помочь в установлении генетических связей, в определении его родительских форм.

Анализ состава флавоноидов, проведенный нами на основании данных Сантамоура (1972), показал следующее. У 18 видов *Ulmus*, исследованных на флавоноидный состав, Сантамоур нашел 9 флавоноидов (или веществ, близких к ним); при этом максимальное число флавоноидов — 7 — было найдено именно у *U. thomasii*, что говорит в пользу его гибридогенности. Набор флавоноидов этого вида в точности соответствует суммарному набору флавоноидов *U. alata* (секция *Chaetoptelea*) и *U. rubra* (секция *Ulmus*) или набору тоже гибридного *U. serotina* и *U. rubra*. Однако, как уже указывалось, морфологические признаки дают больше оснований рассматривать его как гибрид видов секции *Chaetoptelea* и *Blepharocarpus* (хотя по сумме флавоноидов представители этих секций не дают полного набора флавоноидов *U. thomasii*).

Уточнение родительских форм и увязка их с составом флавоноидов — дело будущих исследований. Пока мы только можем говорить о гибридном происхождении *U. thomasii*, и хотя у нас нет сомнений, что одной из родительских форм был представитель секции *Chaetoptelea*, все же *U. thomasii* нельзя оставить в пределах этой секции, так как по основному диагностическому признаку — характеру плода — он резко отличается от остальных представителей *Chaetoptelea* и ближе стоит к секции *Blepharocarpus* как по генеративным, так и по вегетативным признакам (по форме, зубчатости и жилкованию листьев).



Ареал секции *Chaetoptelea*.

1 — современный ареал секции *Chaetoptelea*; *2* — находки ископаемого (миоценового) *Ulmus komarovii*.

Все сказанное позволяет нам принять секцию *Chaetoptelea* в объеме 3 видов: *U. mexicana*, *U. villosa*, *U. alata*.

В таком понимании секция *Chaetoptelea* из американской становится американско-гималайской и является одной из наиболее четко отграниченных в системе рода *Ulmus*. Основная отличительная черта секции — своеобразные плоды у всех ее видов: мелкие узкие, бескрылые, длиннореснитчатые с вытянутым в ножку основанием.

Виды секции составляют один генетический ряд, в пределах которого четко прослеживается редукция осей соцветия от тирсоидных метельчатых у *U. mexicana* до тирсоидных головчатых у *U. villosa*.

Представителям секции *Chaetoptelea* свойственны также гомологические признаки, характерные и для остальных секций рода: формы с пробковыми наростами на ветвях (*U. alata*), с окрашенными железистыми волосками на плодах (*U. villosa*) и др.

В Сев. Америке распространение представителей секции *Chaetoptelea*, как и остальных видов *Ulmus*, ограничивается восточной частью (см. рисунок). На север виды секции (*U. alata*), вероятно, не заходят за 40° с. ш., южная граница ареала проходит по полуострову Флорида, и южной оконечности континента. Юго-западная часть ареала, охватывая юг Центральной Америки (южная Мексика, Гватемала, Сальвадор, Гондурас, Коста-Рика, Панама), является южной границей распространения рода. Судя по имеющимся у нас литературным данным о распространении *U. alata* и *U. mexicana*, существует северо-центральноамериканская дизъюнкция ареала секции, поскольку юго-западная граница распространения *U. alata* проходит по Техасу (Schmucker, 1942; Betts, 1945), а северная граница ареала *U. mexicana* — по южной Мексике (Standley, 1922). Возможно, однако, что эта «дизъюнкция» — результат неполных сведений о распространении видов *Ulmus* в Мексике. К сожалению, для решения этого вопроса мы не имели достаточного количества фактического материала.

Азиатская часть ареала секции (распространение *U. villosa*) приурочена к Западным Гималаям, в основном к Кашмиру (Mellville a. Heybroek, 1971).

Огромная американско-западногималайская дизъюнкция (см. рисунок) говорит о древности секции *Chaetoptelea* и позволяет предположить более широкое распространение ее в третичное время. Подтверждением этого являются находки ископаемых миоценовых отпечатков плодов *Ulmus* в Европе (Швейцария). Геер (Heer, 1859) отнес их к *Ulmus* sp. Позднее К. К. Шапаренко (1939), сопоставив эти отпечатки с современными представителями секции *Chaetoptelea*, описал их как *U. komarovii* Shap. У нас также нет сомнений в принадлежности их к секции *Chaetoptelea*.

Таким образом, ареал секции *Chaetoptelea* (с учетом ископаемых форм) охватывает область Древнего Средиземья Старого и Нового Света и подтверждает мнение М. Г. Попова (1963) об общности лесных элементов этих древних флор.

Распространение *Chaetoptelea* является также еще одним подтверждением целесообразности включения Западных Гималаев в область Древнего Средиземья, как это было принято во флористическом районировании М. Г. Попова (1927, 1963) и А. Л. Тахтаджяна (1971).

ЛИТЕРАТУРА

Грудзинская И. А. (1967). *Ulmaceae* и обоснование выделения *Celtidoideae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae* Link. Бот. ж., 52, 12. — Паланджян В. А. (1953). Строение древесины сем. Ильмовых в связи с их эволюцией и систематикой. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 9. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. В кн.: М. Г. Попов. Избр. соч. (1958). — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Тахтаджян А. Л. (1971). Происхождение и расселение цветковых растений. — Шапаренко К. К. (1939). Об ископаемых цветках рода *Ulmus*. В сб., посвященном В. Л. Комарову. — Ascherson P. u. P. Graebner. (1911). Synopsis der mitteleuropäischen Flora, 4. — Betts H. S. (1945). Elm. Forest Service. U. S. Dept. of Agricult. — Dippel L. 1892). Handbuch der Laubholzkunde, 2. — Ellias Th. S. (1970). The genera of *Ulmaceae* in the southeastern United States. J. Arn. Arb., 51. 1. — Heer O. (1859). Flora Tertiare Helvetiae, III. — Liebmann F. (1850). Chaetoptelea en ny Slaegt of Elemenes Familie. Vidensk. Meddel. Kjöben, 5. — Mellville R. a. H. Heybroek. (1971). The elms of Himalaya. Kew. Bull., 26, 1. — Planchon J. E. (1873). *Ulmaceae*. In Prodromus Decandolle, XVII. — Record S. a. R. Hess. (1944). Timber of the New World. — Rehder A. (1949). Manual of cultivated trees and shrubs. — Santamour F. S. (1972). Flavonoid distribution in *Ulmus*. Bull. Torrey Bot. Club, 99, 3. — Sargent Ch. Sp. (1895). The Silva of North America, 7. — Schmucker Th. (1942). Die Baumarten der nördlich-gemässtigten Zone und ihre Verbreitung. Silve Orbis, 4. — Schneider C. (1916). Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Ulmus*. Österreich. bot. Zeitschr., 66. — Standley P. (1922). Trees and shrubs of Mexico. Contr. US Nat. Herb., 23, 2. — Sweitzer E. M. (1971). Comparative anatomy of Ulmaceae. J. Arn. Arb., 52, 4.

УДК 581.4+581.9]582.26

Т. Н. Ратькова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ *CHAETOCEROS CHILENSIS* KRASSKE И *CH. PERUVIANUS* BRIGHTWELL *(BACILLARIOPHYTA)*

T. N. RATKOVA. THE MORPHOLOGICAL FEATURES AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF *CHAETOCEROS CHILENSIS* KRASSKE AND *CH. PERUVIANUS* BRIGHTWELL (*BACILLARIOPHYTA*)

Дополнены диагнозы и проведено сравнение двух близких видов рода *Chaetoceros*. Распространение *Ch. chilensis* ограничено прибрежными водами Чили. Вид мономорфен. *Ch. peruvianus* распространен почти повсеместно, но не найден в районе обитания *Ch. chilensis*. Внутривидовое разнообразие у *Ch. peruvianus* крайне велико. *Ch. chilensis* отличается от *Ch. peruvianus* главным образом по расположению щетинок и количеству шипиков на щетинках.

В пробах фитопланктона из района Перуанского течения, собранных во время 4-го рейса научно-исследовательского судна «Академик Курчатов» в августе—декабре 1968 года, был обнаружен массовый вид рода *Chaetoceros*. По ряду признаков он отличался от *Ch. peruvianus*, но был идентичен *Ch. chilensis*.

Так как видовая самостоятельность *Ch. chilensis* казалась сомнительной (Hasle, 1960), понадобился дополнительный анализ признаков этого вида и сравнение их с признаками ближайшего вида *Ch. peruvianus*. Мне удалось дополнить диагнозы этих двух видов диатомей, используя некоторые морфологические признаки, ранее совсем не учитывавшиеся или учитывавшиеся недостаточно. Такими признаками являются расположение шипиков и степень развития крючковидных выростов на щетинках, относительная высота створок. В работе сведены также данные по географическому распространению этих двух видов.

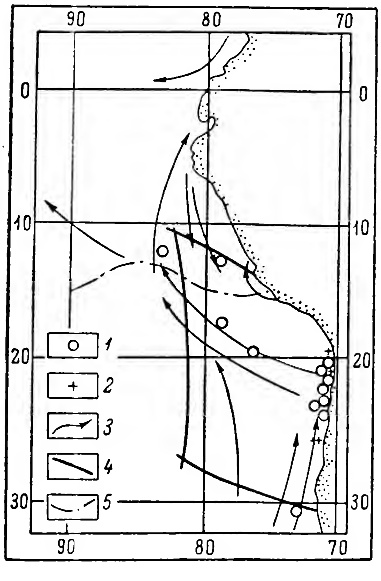


Рис. 1. Географическое распространение *Chaetoceros chilensis*.

1 — данные автора; *2* — данные Красске (Krasske, 1941); *3* — течения (схема автора по материалам Буркова и др., 1971); *4* — граница северо-восточной части чилийского переходного района (Беклемишев, 1969); *5* — северная граница перу-чилийской структуры вод (Бурков, 1971).

Для получения необходимых данных был изучен фитопланктон, взятый на 104 станциях в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах (26-й, 27-й, 31-й, 33-й, 35-й, 38-й рейсы судна «Витязь» — всего 32 пробы; 3-й и 4-й рейсы «Академика Курчатова» — 60 проб; 2-й и 3-й рейсы «Оби» — 11 проб и 6-й рейс судна «Академик А. Ковалевский» — 1 проба). На 12 станциях встречался *Ch. chilensis* (рис. 1) и на 27 станциях — *Ch. peruvianus* (рис. 2). В результате изучения 172 экз. *Ch. peruvianus* и 62 экз. *Ch. chilensis* стало возможным дополнить диагнозы и сравнить морфологические признаки обоих видов.

Различия между *Ch. chilensis* и *Ch. peruvianus* оказались достаточными для выделения первого в самостоятельный вид, как он и значится у Ван Ландингама (Van Landingham, 1968).

Chaetoceros chilensis Krasske (рис. 3, *1—11*; табл. I, *1 —8*, см. вклейку). Krasske G., 1941, s. 266; taf. IV, fig. 3; taf. VI, fig. 1, 2.

Клетки одиночные, очень редко образуют короткие (по 2 клетки) цепочки, в которых клетки расположены друг за другом так, что их апикальные оси пересекаются под прямым углом (рис. 3, *6*). С пояска клетки цилиндрические. Одна створка сильновыпуклая со сводчатым загибом, другая — плоская с загибом, образующим с поверхностью створки прямой угол. На поясковом краю загиба хорошо выражена борозда. Длина клетки по первальварной оси L=20—50 мкм, ширина пояска 2—15 мкм. Высота створок (l) сильно варьирует; отношение высоты выпуклой створки по первальварной оси к ее длине по апикальной оси (l/d) составляет в среднем 0.7 (0.3—1.2). Со стороны створки клетки эллиптические, длина по апикальной оси d=16—47 мкм, по трансапикальной оси 12—35 мкм.

Щетинки толстые (2—5 мкм), длинные, четырехгранные, на ребрах имеются шипики. При большом увеличении (×1000) на щетинках хорошо видна поперечная исчерченность (16—21 штрих в 10 мкм). Щетинки выпуклой створки отходят от ее центра, вблизи створки они направлены вверх, оставляя между своими основаниями узкую щель. Далее щетинки слегка поворачивают к первальварной оси и накладываются одна на другую, образуя навстречу друг другу крючковидные выросты (табл. 1, *7*). Затем щетинки загибаются вниз, иногда почти касаясь поверхности створки, но чаще постепенно удаляясь от клетки. На расстоянии нескольких десятков микронов от первого перегиба щетинки образуют второй, резко расходясь в стороны от первальварной оси клетки. Из-за двух перегибов каждая щетинка имеет очень вытянутую S-образную форму. Внешние ребра щетинок, начиная с первого перегиба, вооружены шипиками. До второго перегиба шипики расположены чаще (8—12 в 25 мкм), а к концу щетинки реже (2—4 в 25 мкм). На внутренних ребрах шипики расположены равномерно (2—4 в 25 мкм), и первый от основания щетинки шипик находится вдвое—втрое дальше от перегиба, чем на внешнем ребре. Поэтому внешние ребра несут на 10—15 шипиков больше, чем внутренние. Щетинки плоской створки обычно отходят на некотором расстоянии от ее центра. Вблизи створки щетинки направлены вдоль первальварной оси, затем несколько отклоняются в стороны, но вскоре поворачивают вниз, либо повторяя ход щетинок выпуклой створки, либо приближаясь снова к первальварной оси и иногда переплетаясь. Щетинки плоской створки имеют равномерно (2—3 в 25 мкм) расположенные шипики, первые из них находятся на расстоянии 10—20 мкм от створки. Между основаниями обеих пар щетинок могут развиваться слаборазличимые шипы (рис. 3, *2*). К концам все 4 щетинки утончаются и сходят на нет на значительном расстоянии 100 мкм и более) от первальварной оси клетки.

Хотя размеры клеток сильно варьируют, вид в целом мономорфен. *Ch. chilensis* впервые был обнаружен в прибрежных водах Чили между 19° ю. ш. и 26° ю. ш. (Krasske, 1941), где он доминировал в фитопланктоне. Позднее из района Перуанского течения между 30° ю. ш. и 54° ю. ш. (Avaria, 1965) были описаны экземпляры, ошибочно отнесенные к виду *Ch. criophilus* Castracane, которые, судя по рисункам и диагнозу (Avaria, 1965), вероятно, принадлежат виду *Ch. chilensis*. Г. И. Семина (1971) при

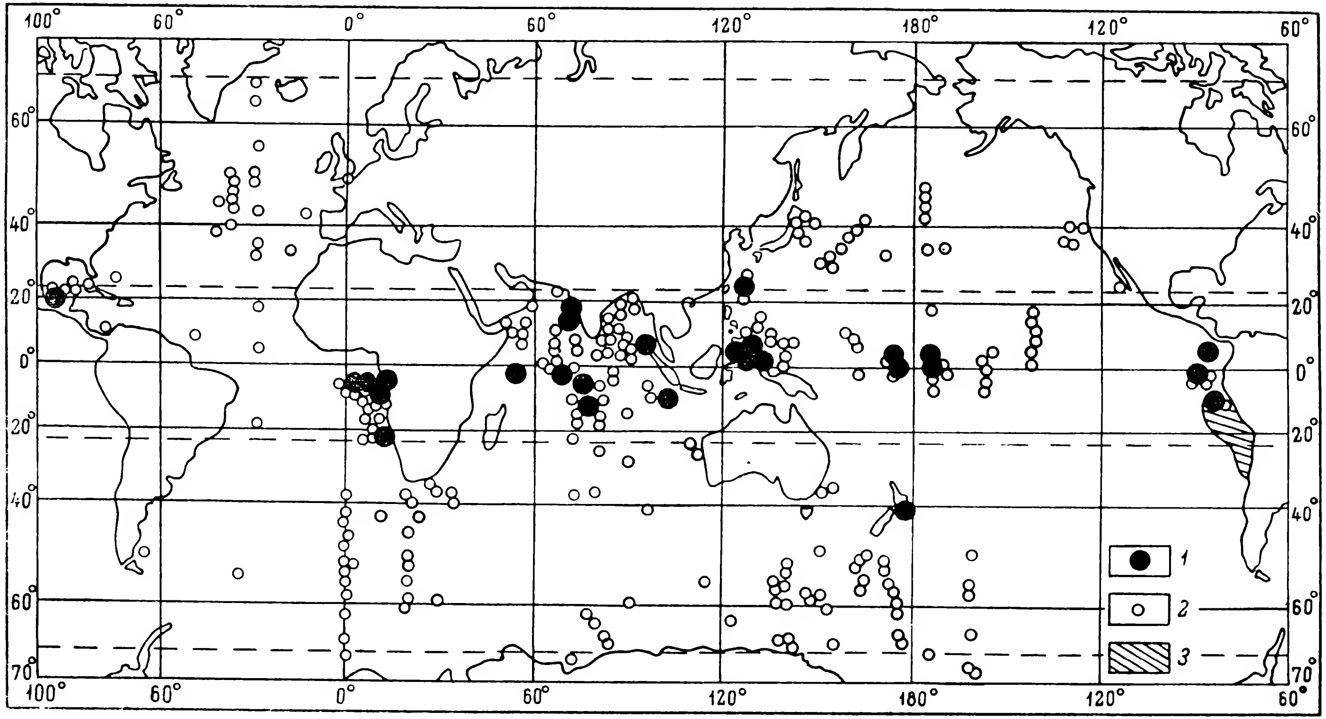


Рис. 2. Географическое распространение *Chaetoceros peruvianus.*

1 — **данные автора**; *2* — **данные литературы и сотрудников лаборатории планктона Института океанологии АН СССР**; *3* — **район распространения** *Ch. chilensis* **(данные автора и Красске (Krasske, 1941)).**

обработке материала во время 4-го рейса судна «Академик Курчатов» на основании работы Аварии тоже отнесла экземпляры *Ch. chilensis* к *Ch. criophilus*. В нашем материале большие скопления *Ch. chilensis* наблюдались в пробах весеннего (сентябрь—октябрь) прибрежного фитопланктона из районов Икике и Антофагасты между 20° ю. ш. и 24° ю. ш. Севернее, до 12° ю. ш., не было прибрежных станций, а к северу от 12° ю. ш., где до 2° ю. ш. были прибрежные станции, *Ch. chilensis* обнаружен не был.

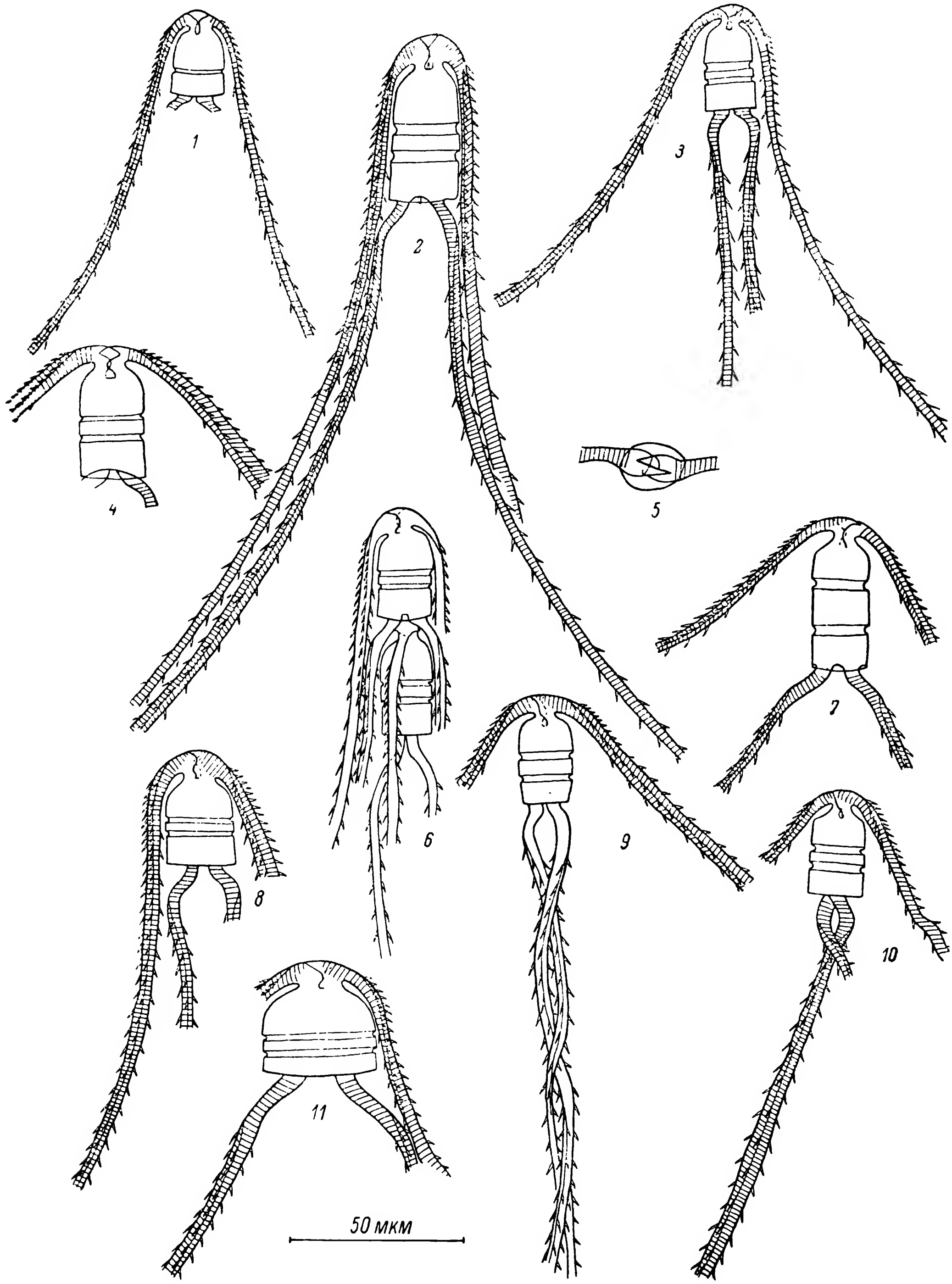


Рис. 3. *Chaetoceros chilensis.*

Вид с пояска: *1—4*, *7—11* — одиночные клетки; *5* — вид со створки; *6* — вид колонии.

К югу от 24° ю. ш. в неритической зоне также не было станций. Единичные экземпляры *Ch. chilensis* были обнаружены на некоторых мористых станциях в районе океанической ветви Перуанского течения между 12° ю. ш. и 21° ю. ш. и на 31° ю. ш. (рис. 1). *Ch. chilensis* пока не найден в других районах и, возможно, является эндемиком северо-восточной части чилийского переходного района, выделенного по зоопланктону К. В. Беклемишевым (1969). Однако ограниченность материала, которым я располагала, заставляет относиться к биогеографической оценке *Ch. chilensis* с известной осторожностью.

Chaetoceros peruvianus Brightwell (рис. 4, *1—11*; рис. 5, *1—23*; табл. II, *1—9*, см вклейку).

Brightwell T., 1858, p. 155; pl. VIII, fig. 9, 10; Hustedt F., 1930, s. 671; fig. 179—181; Hendey N. I., 1964, p. 123; pl. 9, fig. 3; см. также Van Landingham, 1968.

Клетки одиночные, в литературе отмечается способность образовывать короткие (по 2—3 клетки) цепочки (Hustedt, 1930). С пояска клетки цилиндрические. Одна створка выпуклая, другая — плоская. Загиб у обеих створок почти одинаковый. На поясковом краю загиба имеется борозда. Длина клетки по первальварной оси $L = 10—45$ мкм, ширина пояска изменчива, но, как правило, меньше 1/3 L. Высота выпуклой створки обычно меньше, чем у *Ch. chilensis*, отношение l/d варьирует от 0.1 до 1.1, составляя в среднем 0.5, т. е. на 0.2 меньше, чем у *Ch. chilensis*, причем эта разность существенна при вероятности $\beta > 0.99$. Со створки клетки эллиптические, длина по апикальной оси $d = 9—52$ мкм, по трансапикальной оси 7—43 мкм.

Щетинки толстые (2—8 мкм), длинные, четырехгранные, на ребрах имеются шипики. При большом увеличении (×1000) на щетинках хорошо видна поперечная исчерченность (15—23 штриха в 10 мкм). Щетинки выпуклой створки отходят вблизи от ее центра, оставляя между основаниями узкую щель. На протяжении первых 3—8 мкм они направлены вверх, затем изгибаются и широкой дугой расходятся в стороны, не образуя второго перегиба. На значительном расстоянии от клетки щетинки ориентированы вниз вдоль первальварной оси. В месте единственного перегиба щетинки могут соприкасаться и даже накладываться друг на друга, образуя крючковидные выросты (рис. 5, *1—13*, *19*, *20*), или соприкасаются и не образуют выростов (рис. 5, *16*, *17*, *23*), а иногда щетинки совсем не соприкасаются (рис. 5, *14*, *15*; табл. II, *2*). Щетинки плоской створки отходят на некотором расстоянии от центра, иногда почти у ее края, направляясь в стороны от первальварной оси и повторяя ход щетинок выпуклой створки. Ребра всех щетинок имеют равномерно расположенные шипики (2—4 в 25 мкм). У щетинок выпуклой створки первый от основания щетинки шипик на внутреннем ребре расположен ближе к перегибу, чем на внешнем; поэтому внутренние ребра этих щетинок несут на 20—10 шипиков больше, чем внешние. В центрах обеих створок часто имеются хорошо различимые шипы.

Вид крайне полиморфен. Отношение высоты клетки к ее длине по апикальной оси, характер отхождения щетинок, ширина пояска изменяются в самых широких пределах, причем все это разнообразие признаков может быть обнаружено на одной станции. Особенно изменчива выпуклая створка (рис. 5, *1—23*; табл. II, *2—9*). В «Каталоге» Ван Ландингама (Van Landingham, 1968) указаны 2 формы и 2 варьетета *Ch. peruvianus*. Все они найдены в нашем материале.

Ch. peruvianus f. *robusta* (Cleve) Hustedt. По Густедту (Hustedt, 1930), форма характеризуется очень толстыми щетинками (8 мкм). Створки экземпляров, обладающих такими щетинками, изображены на фигурах *11—14* и *19* (рис. 5).

Ch. peruvianus f. *gracilis* (Schröder) Hustedt. Характерный признак формы — тонкие (2 мкм) щетинки (Hustedt, 1930). В нашем материале тонкие щетинки наблюдались только у самых мелких клеток (рис. 4, *10*; рис. 5, *23*; табл. II, *4*).

Ch. peruvianus var. *victoriae* Karsten. Основной отличительной чертой варьетета, судя по рисунку Карстена (Karsten, 1907), является такой характер отхождения щетинок выпуклой створки, при котором они не соприкасаются (рис. 5, *14*, *15*; табл. II, *2*).

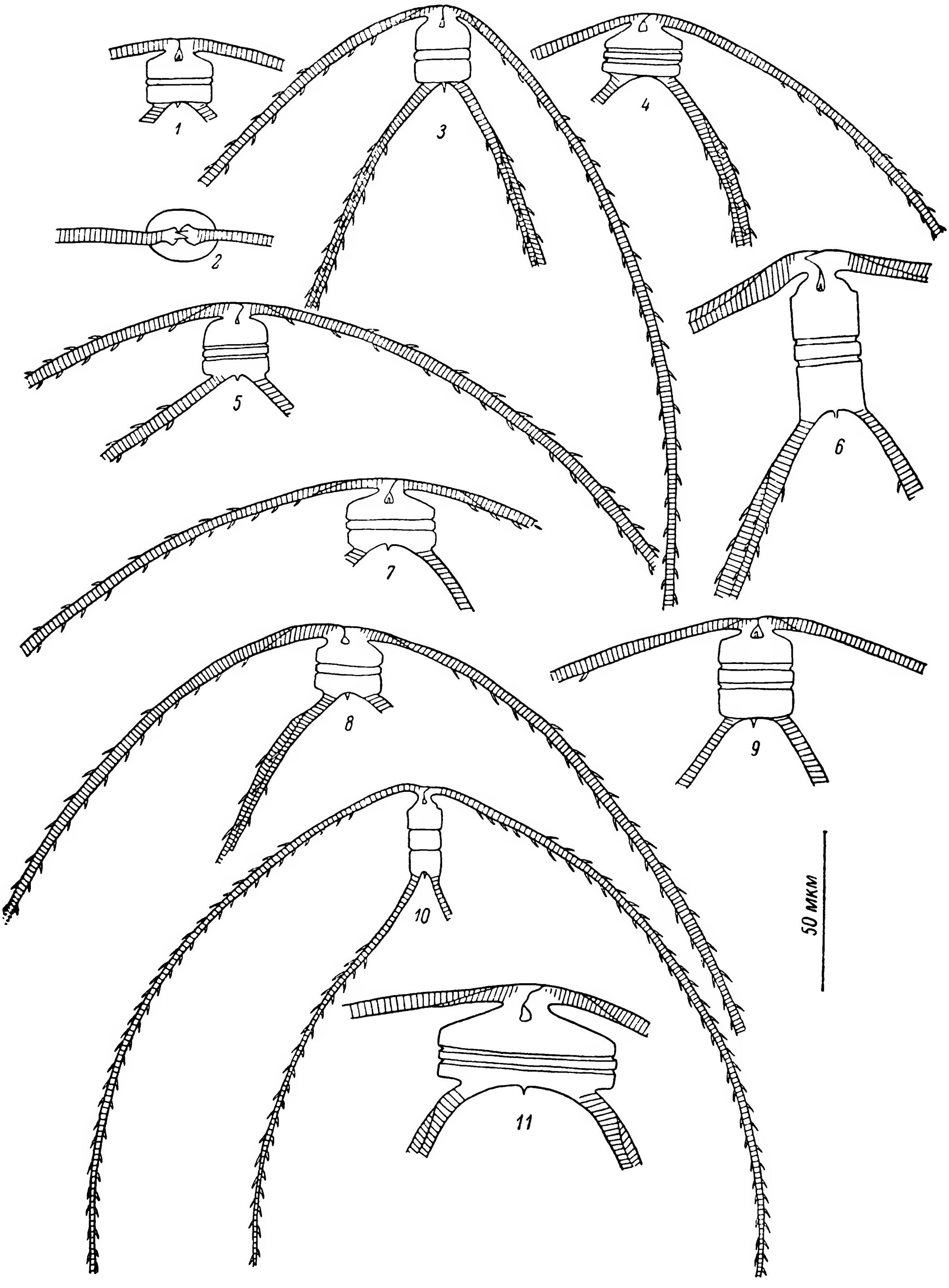


Рис. 4. *Chaetoceros peruvianus*.

Вид с пояска: *1*, *3—11*; *2* — вид со створки.

Ch. peruvianus var. *suadivae* Karsten. Варьетет отличается почти горизонтальным расположением щетинок выпуклой створки (Karsten, 1907). Подобное расположение щетинок видно на фигурах *14*, *16*, *17*, *19*, *20* (рис. 5).

Следует отметить, что полиморфизм вида не исчерпывается описанными таксонами. Варьируют также степень развития крючковидного выроста на щетинках, относительная высота створок, количество шипиков и их расположение на ребрах щетинок (рис. 5, *1—23*). Выделение внутривидовых таксонов у *Ch. peruvianus* кажется мало обоснованным, так как для их разграничения невозможно применить географический и экологический критерии из-за сильной изменчивости вида даже в пределах одного местообитания. Так, толщина щетинок связана с общими размерами клетки,

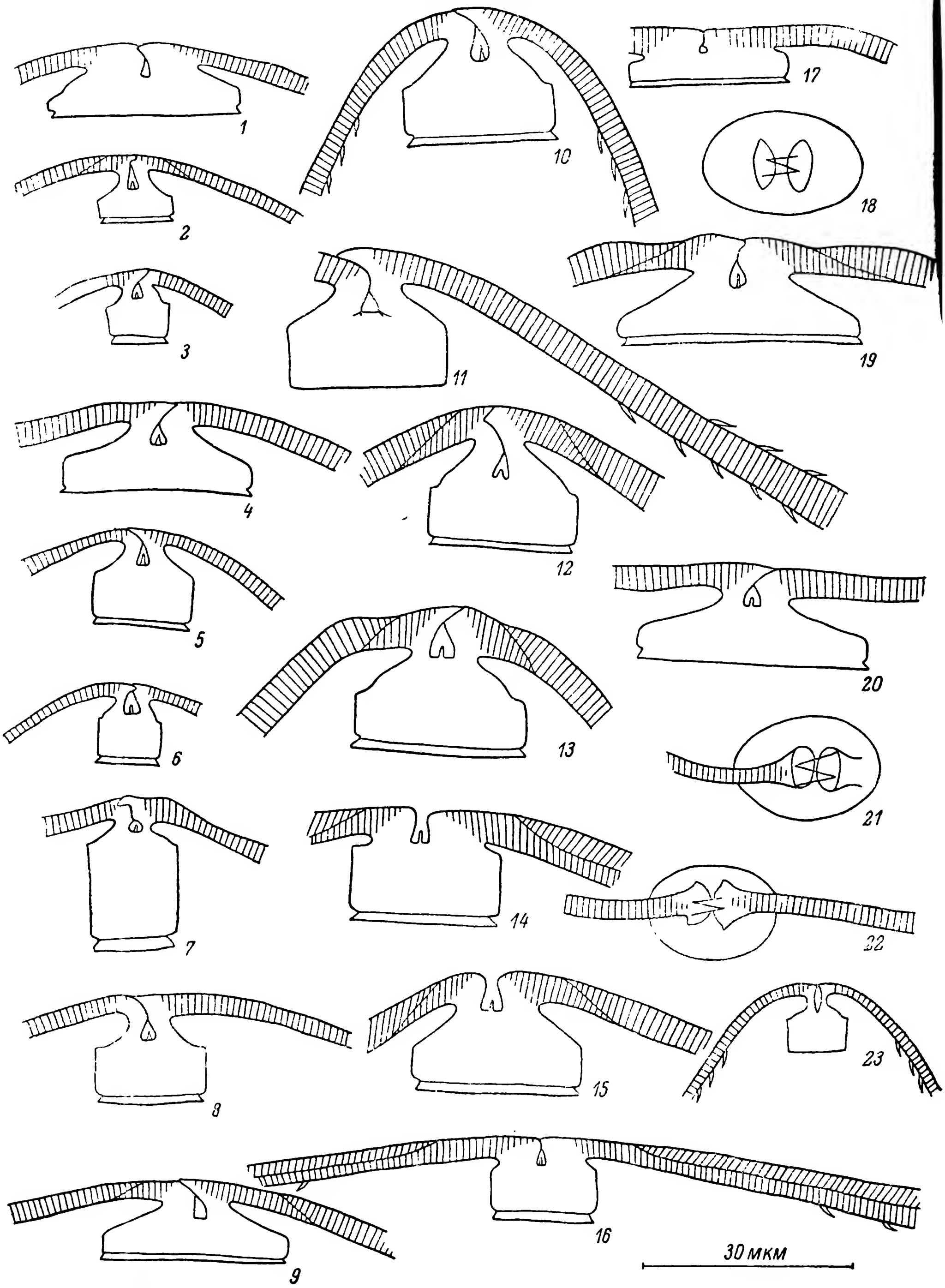


Рис. 5. Изменчивость выпуклой створки у *Chaetoceros peruvianus*.
Вид с пояска: *1—17*, *19*, *20*, *23*; вид со створки: *18*, *21*, *22*.

которые очень варьируют (рис. 5, *1—23*), а два признака, приписываемые разным варьететам (щетинки отходят горизонтально; щетинки не соприкасаются в месте перегиба), были обнаружены у одной клетки (рис. 5, *14*; табл. II, *2*). Внутривидовое деление *Ch. peruvianus*, очевидно, невозможно без подробного изучения его жизненного цикла.

Вид впервые описан из гуано островов Чинка (Перу) (Brightwell, 1856, — цит по: Brightwell, 1858), затем *Ch. peruvianus* был обнаружен в желудках сальп из Индийского океана (Brightwell, 1858). Краткое первоописание было впоследствии дополнено многими авторами. Наиболее подробное описание вида дано Густедтом (Hustedt, 1930).

Ch. peruvianus имеет, по-видимому, тропическо-антарктический ареал, так как он был обнаружен в высокой Антарктике, Субантарктике и южной переходной зоне (Boden, 1949; Marumo, 1957; Hustedt, 1958; Manguin, 1960; Wood, 1960; Cassie, 1963; Report Oceanographical cruise Gascoyne, 1963); в центральных и экваториальных водных массах трех океанов (Санина, 1969; Margalef, 1969; Margalef, Bernáldez, 1969; Семина, 1972; Зернова, Суханова, Чыонг Нгок Ан — личные сообщения); в северной переходной зоне Атлантического и Тихого океанов (Мовчан, 1962; Санина, 1969; Семина, 1972). В субарктической водной массе Тихого океана *Ch. peruvianus* не найден, а в субарктической водной массе Атлантики известны два нахождения *Ch. peruvianus* к западу от юго-восточного берега Гренландии (Санина, 1969), куда еще могут проникать воды течения Ирмингера (рис. 2). Однако даже в местах наибольшей численности (некоторые прибрежные станции в тропической области) *Ch. peruvianus* не образует больших скоплений и не доминирует в фитопланктоне. Следует отметить, что *Ch. peruvianus* не был обнаружен в пределах ареала *Ch. chilensis* (Krasske, 1941; Avaria, 1965; Guillen и др., 1971; данные автора) (рис. 2).

Основные морфологические признаки

Ch. chilensis	*Ch. peruvianus*
1. Отношение высоты выпуклой створки по первальварной оси к ее длине по апикальной оси $\frac{l}{d}$=0.7 (0.3—1.2).	1. Отношение высоты выпуклой створки по первальварной оси к ее длине по апикальной оси $\frac{l}{d}$=0.5 (0.1—1.1).
2. Каждая щетинка выпуклой створки имеет 2 перегиба (один — в месте отхождения от створки, другой — в нескольких десятках микронов от основания щетинки). Щетинка S-образная.	2. Каждая щетинка выпуклой створки имеет 1 перегиб (в месте отхождения от створки). Щетинка широко дугообразная.
3. Шипики на щетинках выпуклой створки расположены неравномерно (между первым и вторым перегибами внешние ребра несут больше шипиков, чем за вторым перегибом).	3. Шипики на щетинках выпуклой створки расположены равномерно.
4. Внешние ребра щетинок выпуклой створки несут на 10—15 шипиков больше, чем внутренние.	4. Внешние ребра щетинок выпуклой створки несут на 2—10 шипиков меньше, чем внутренние.
5. Первый от основания щетинки шипик расположен на внешнем ребре.	5. Первый от основания щетинки шипик расположен на внутреннем ребре.
6. Загиб у створок одной клетки различный.	6. Загиб у створок одной клетки одинаковый.

Приведенные выше признаки позволяют с уверенностью выделить *Ch. chilensis* в качестве самостоятельного вида, который отличается от *Ch. peruvianus* морфологически и эколого-географически.

Автор выражает свою благодарность Г. И. Семиной, К. В. Беклемишеву, Т. В. Беляевой и В. В. Зерновой за помощь и ценные указания в процессе работы.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев К. В. (1969). Экология и биогеография пелагиали. — Бурков В. А., С. Г. Панфилова, Л. К. Моисеев, А. Б. Зубин. (1971). Течения и водные массы юго-восточной части Тихого океана. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, 89. — Мовчан О. А. (1962). Весенний фитопланктон западной части Северной Атлантики. Тр. ВНИРО, 46. — Санина А. В. (1969). Состав и распределение фитопланктона в Атлантическом океане по 30-му меридиану. Тр. ВНИРО,

65. — Семина Г. И. (1971). Распределение планктона в юго-восточной части Тихого океана. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, 89. — Семина Г. И. (1972). Фитопланктон Тихого океана. (Дисс.) Гос. библ. СССР им. В. И. Ленина, М. — Avaria P. S. (1965). Diatomeas y Silikoflagelados de la Bahia de Valparaiso. Rev. Biol. Mar., XII. — Boden B. P. (1949). The Diatoms collected by the U. S. S. Cacopan in the Antarctic in 1947. J. Mar. Res., 8. — Brightwell T. (1858). Further observations on the genera *Triceratium* and *Chaetoceros*. Quart. J. Micr. Sci., VI. — Cassie V. (1963). Distribution of surface phytoplankton between New Zealand and Antarctica, December 1957. T. A. E. Sci. Rep., 7. — Guillen O., B. Rojas de Mendiola, R. Izaguirre de Rondan. (1971). Primary productivity and phytoplankton in the coastal peruvian waters. Fertility of the Sea, I. — Hasle G. R. (1960). Phytoplankton and ciliate species from the Tropical Pacific. Skriefter utgitt av Det Norske Videnskaps Akad., I. Mat. naturv. klasse, 2. — Hendey N. I. (1964). *Bacillariophyceae* (Diatoms). An Introductory account of the smaller algae of British coastal waters, V. — Hustedt F. (1930). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz u. s. w. In: Rabenhorst's Kryptogamenflora, VII. — Hustedt F. (1958). Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. Deutsche Antarktische Expedition 1938/1939, II, 3. — Karsten G. (1907). Das indische Phytoplankton nach dem Material des Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., II, 2. — Krasske G. (1941). Die Kieselalgen des chilenischen Küstenplanktons. Archiv Hydrobiol., 38. — Manguin E. (1960). Les Diatomées de la Terre Adélie. Compagne du «Commandant Charcot». Ann. Sci. Nat., 1949/1950, Bot. et Biol. veget., 1, 12. — Margalef R. (1969). Diversidad de Fitoplancton de Red en dos áreas del Atlantiko. Invest. Pesquera, 33, 1. — Margalef R., F. G. Bernáldez. (1969). Grupos de especies asociadas en el Fitoplancton del mar Caribe (NE de Venezuela). Invest. Pesquera, 33, 1. — Marumo R. (1957). The surface distribution of plankton diatoms in the western part of the Pacific Ocean and in the Antarctic Ocean in 1954—1955. Oceanogr. Mag., IX, 1. — Report Oceanographical Cruise Gascoyne 1/61. (1963). — Van Landingham S. (1968). Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms, II. — Wood E. G. F. (1960). Antarctic phytoplankton studies. Proc. Linn. Soc. New South Wales, 85, 2.

Институт океанологии
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 16 X 1972.

УДК 581.526.33 (=18) (47)

Р. Н. Алексеева

БОЛОТА ПЕРЕХОДНОЙ ПОЛОСЫ МЕЖДУ ЗОНАМИ ААПА- И БУГРИСТЫХ БОЛОТ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

R. N. ALEKSEEVA. MIRES OF THE ECOTONE BETWEEN THE ZONES OF AAPA-FENS AND PALSAS IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

В статье приводится характеристика аапа- и аапа-бугристых болот бассейна нижнего течения р. Колвы в пределах крайне северной тайги на северо-востоке Коми АССР. Рассматриваются физико-географические условия образования этих болот, дается описание растительных комплексов, а также торфов и торфяных залежей, слагающих болота.

Автор в составе экспедиции Коми филиала АН СССР летом 1971 г. провел исследования болот в бассейне р. Колвы на протяжении около 100 км от ее устья до Полярного круга. Эти исследования дали более полное представление о характере болот контактной полосы между зонами аапа- и бугристых болот на северо-востоке европейской части СССР, а также дополнили имеющиеся данные о границах распространения бугристых болот этого района (рис. 1). До этого болота бассейна нижнего течения р. Колвы не были изучены. В «Торфяном фонде Коми АССР» данные по этим болотам отсутствуют.

Н. Я. Кац болота бассейна р. Колвы относит к Большеземельской провинции лесотундры и крупнобугристых болот (Кац, 1971) или к Большеземельской провинции зоны крупнобугристых торфяников (Кац, 1948). В западной части провинции южная граница распространения крупнобугристых болот совпадает с 66 параллелью (Кац, Минкина, 1936); в ее восточной части она проходит через район Адзьвавом и продолжается далее на восток вдоль р. Усы вплоть до водороздела Печоры и Оби (Городков, 1932). В бассейне р. Колвы, т. е. в центре провинции, южная граница распространения болот, на которых уже появляются мерзлые бугры, отмечена нами немного севернее 66 параллели, т. е. приблизительно совпадает с аналогичной границей на западе провинции.

Район исследований сложен юрскими и меловыми глинами, песками, мергелями, а также юрскими галечниками, меловыми песчаниками и алевролитами (Варсанофьева и др., 1964). Четвертичные отложения, покрывающие коренные породы, представлены аллювиальными (песчано-глинистыми и торфяными) и флювиогляциальными отложениями (галечниками и песками), а также ледниковыми отложениями (валунными суглинками) — на водоразделах (Гуслицер, Чернов, 1964). По климатическому районированию, район исследований характеризуется длительной умеренно суровой зимой, прохладным летом, коротким безморозным периодом, пониженной нормой осадков, малыми величинами испарения и сильным увлажнением территории (Овчинникова, 1964а). Январская изотерма —19° пересекает район в меридиональном направлении. Июльская изотерма изменяется здесь от 13 до 14°. Изменение температуры воздуха в этот период происходит в широтном направлении (Овчинникова, 1964б). Годовая сумма осадков составляет 400 мм и местами немного превышает эту величину (Голдина, Овчинникова, 1964).

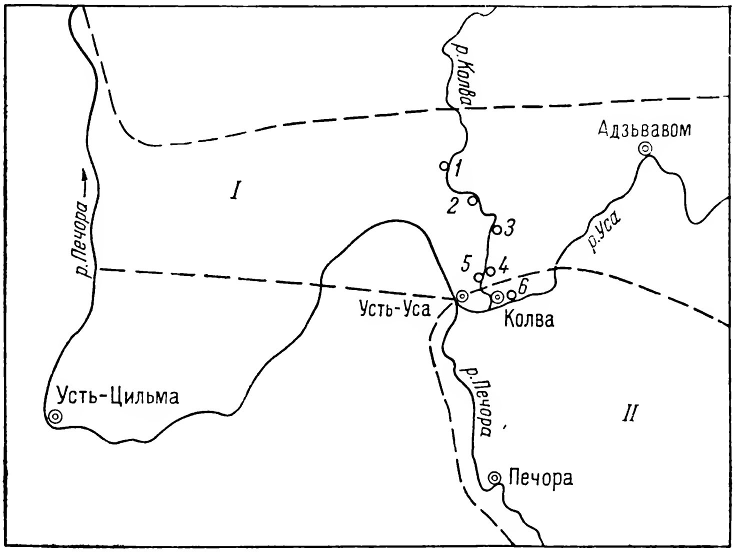


Рис. 1. Схема расположения болот, исследованных летом 1971 г. в бассейне р. Колва.

1, 3, 4, 5 — болота, не имеющие названия и располагающиеся н различных расстояниях выше дер. Колва по реке (расстояния приблизительные: *1* — 90 км, *3*—46 км, *4* — 24 км *5* — 22 км); *2* — Небсса-Нюр; *6* — Верхн. Кома-Нюр. *I* — Большеземельская провинция лесотундры и крупнобугристых болот (по Кацу, 1948, 1971). *II* — Среднепечорская провинция северной тайги и аапа-болот. *Границы* провинций обозначены пунктирной линией.

Изученные нами болота расположены в подзоне крайне северной тайги (Лащенкова, 1964). Кроме болот, растительный покров представлен здесь еловыми и березовыми редкостойными лесами.

Для исследований было выбрано 6 болот, расположенных довольно равномерно (на сходных расстояниях друг от друга) на берегах р. Колвы — от ее устья до Полярного круга. Этот район является контактным между зонами аапа- и бугристых болот, поэтому он характеризуется признаками, присущими тем и другим. Здесь встречаются обычные аапа-болота, сложенные низинными торфами, переходные аапа-болота, торфяные залежи которых образованы переходными торфами, и болота с аапа-бугристыми комплексами. Размеры их невелики — 3—29 км². Обычно они занимают надпойменные террасы р. Колвы и их склоны. Форма болот самая разнообразная: от вытянутой в длину до веерообразной; последняя преобладает. Берега болот обычно очень извилисты, что весьма типично для аапа-болот вообще.

Наибольшее распространение в бассейне нижнего течения р. Колвы имеют аапа-болота, сложенные в преобладающей части или нацело переходными торфами. Этим болотам присущи общие черты. Для переходных аапа-болот, так же как и для низинных, характерны грядово-мочажинные и грядово-озерково-мочажинные комплексы. В строении залежей принимают участие переходные торфа. Преобладает лесо-топяная залежь. Мощности торфа изменяются в основном в пределах от 1.75 до 2.00 м. Общим признаком для переходных аапа-болот является также и то, что pH[1] в мочажинах составляет 5.4—5.6.

Наиболее типичные черты переходных аапа-болот выражены на болоте (не имеющем названия), расположенном на первой надпойменной террасе левого берега р. Колвы, приблизительно в 46 км выше дер. Колва по реке. Площадь его 3 км². Болото логовидной формы. Центральную часть его занимает необлесенный грядово-мочажинный комплекс. На грядах, составляющих 50% площади болот и имеющих высоту 30—50 см, встречаются единичные сухостойные деревья, *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Cassandra calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Rubus chamaemorus*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex irrigua*, *C. chordorrhiza*. Покрытие кустарничками составляет 35%. Моховой покров представлен видами: *Sphagnum magellanicum*, *Sph. flexuosum*, *Sph. angustifolium*, *Sph. russowii*, *Sph. fuscum*, *Mylia anomala*, *Polytrichum alpestre*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum affine*, *D. spadiceum*.[2] Встречается также *Cladonia rangiferina*. В мочажинах, занимающих 50% площади болота, распространены *Carex limosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum russeolum* (в наиболее обводненных местах). Сфагновые мхи (*Sphagnum majus*, *Sph. jensenii*) составляют 100%. Залежь переходная лесо-топяная мощностью 1.75 м (рис. 2). Преобладают в залежи переходные торфа — древесно-травяной и шейхцериевый. Степень разложения торфа в залежи изменяется в пределах от 2 до 36%. В придонных горизонтах торфа содержится большая минеральная примесь.

В западном направлении описанный выше комплекс растительности сменяется слабо облесенным и местами необлесенным грядово-озерково-мочажинным комплексом, который продолжается до самого берега (в пункте описания древесной растительности нет). По сравнению с предыдущим комплексом площадь гряд уменьшается до 30%. Характер растительности гряд не изменяется. Покрытие кустарничками увеличивается до 50%. Мочажины громадные, с небольшими озерками, занимают 70% площади. В них распространены *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Menyanthes trifoliata*. Озерки заросли *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum russeolum*, *Carex rostrata*. Из мхов наряду с видами, указанными выше. встречается также *Calliergon stramineum*. Залежь шейхцериевая низинная, мощность ее 2.0 м. Степень разложения торфа в залежи 2—30%. Торф нижней половины залежи богат минеральными примесями.

Грядово-мочажинный комплекс центральной части болота в восточном направлении переходит в комплекс растительности, который занимает очень ровную, местами слегка кочковатую поверхность и тянется до берега. На моховом ковре из *Sphagnum balticum* и *Sph. jensenii* распространены *Carex limosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum russeolum*. Участки с господством *Carex limosa* чередуются с вахтовыми и пушицевыми или с чисто сфагновыми сильно увлажненными участками. Местами преобладает *Carex rostrata*. Кочки высотой в 15 см покрыты *Andromeda polifolia*. На значительной площади грунтовые воды у поверхности болота, pH равен 5.4.

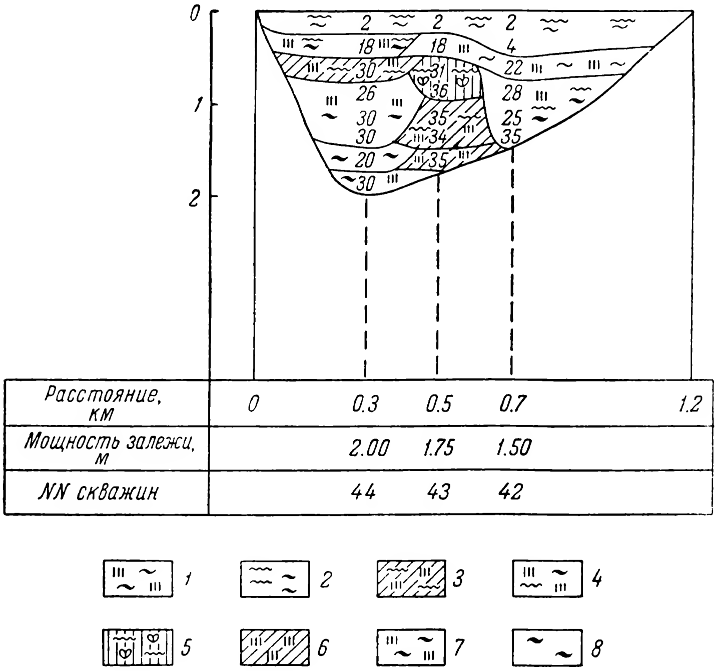
---

[1] Всюду определен pH воды (водный).

[2] Латинские названия растений приведены по следующим источникам: Определитель высших растений Коми АССР (В. М. Болотова, А. А. Дедов и др., 1962), Определитель сфагновых мхов СССР (Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова, 1968), Определитель листостебельных мхов Арктики СССР (А. Л. Абрамова и др., 1961), Определитель печеночных мхов Севера европейской части СССР (Л. И. Савич, К. И. Ладыженская, 1936).

Мхи определены мною под руководством И. Д. Кильдюшевского, за что я приношу ему благодарность.

Залежь смешанная топяная, мощностью 1.5 м. Степень разложения торфа 2—35%.



Расстояние, км	0	0.3	0.5	0.7	1.2
Мощность залежи, м		2.00	1.75	1.50	
NN скважин		44	43	42	

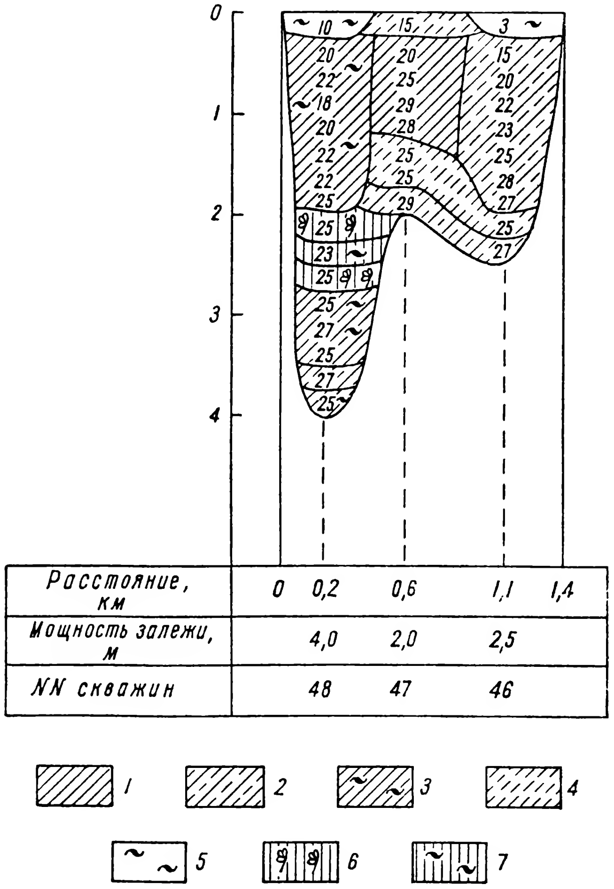
Рис. 2. Поперечный стратиграфический разрез болота типа аапа, расположенного приблизительно в 46 км выше дер. Колва по реке.

Виды торфа. Верховые: *1* — шейхцериево-сфагновый; *2* — сфагновый мочажинный. Переходные: *3* — шейхцериевый; *4* — шейхцериево-сфагновый; *5* — древесно-травяной. Низинные: *6* — шейхцериевый; *7* — шейхцериево-сфагновый; *8* — сфагновый.

В бассейне р. Колвы встречаются также болота с аапа-бугристым комплексом, представляющие довольно большой интерес. Южный пункт распространения таких болот отмечен немного выше 66 параллели. Аапа-бугристый комплекс занимает здесь очень незначительную площадь (приблизительно 400 м по профилю, протяженностью 2 км) в центре болота среди переходных аапа-комплексов. Н. И. Пьявченко (1955), характеризуя средний, или печорский вариант крупнобугристых болот, распространенных по нижнему течению р. Печоры, пишет о небольших участках мерзлых торфяных бугров или гряд, которые обычно вкраплены в центральную часть крупных талых торфяников, преимущественно аапа-подтипа. Он дает описание аапа-бугристого комплекса одного из болот района, исследованного ранее, в 1936 г., Н. Я. Кацем и Ц. И. Минкиной. Очевидно, аналогичные комплексы и были описаны нами, но восточнее района, изученного Пьявченко, Кацем и Минкиной.

Более подробно остановимся на описании болота Небеса-Нюр, где аапа-бугристый комплекс распространяется на всю исследованную (восточную) часть массива. Болото Небеса-Нюр занимает надпойменную террасу р. Колвы и частично — водораздел, площадь его 11.5 км². Болото безлесно, за исключением окраек, на которых появляются угнетенные ель и береза. Здесь много березово-еловых островков, мысков.

Аапа-бугристый комплекс западного участка профиля, примыкающего к лесу, характеризуется следующими свойствами. Мочажины, занимающие 45% площади болота, очень ровные, с торфяными буграми. Они сильно увлажнены — вода на значительной территории на поверхности болота. В сильно обводненных мочажинах распространены *Carex limosa* (преобладает), *C. rostrata*, *Menyanthes trifoliata*. Моховой покров образуют *Sphagnum lindbergii*, *Sph. jensenii*, *Calliergon stramineum*, pH равен 5.6.



Расстояние, км	0	0,2	0,6	1,1	1,4
Мощность залежи, м		4,0	2,0	2,5	
NN скважин		48	47	46	

Рис. 3. Поперечный стратиграфический разрез восточной части болота Небеса-Нюр с аапа-бугристым комплексом.

Низинные торфа: 1 — осоковый; 2 — осоково-гипновый; 3 — осоково-сфагновый; 4 — гипновый; 5 — сфагновый; 6 — древесно-травяной; 7 — древесно-сфагновый.

Бугры занимают 40% площади комплекса. Высота их 10—40 см, диаметр 4—5 м. Они покрыты *Carex limosa*, *C. rostrata*, *Menyanthes trifoliata* (очень угнетенной), *Andromeda polifolia*. Сфагны представлены 2 видами — *Sphagnum squarrosum* и *Sph. teres*. Бугры до глубины 0.25 м сложены гипновым низинным торфом (основным торфообразователем является *Drepanocladus fluitans*). Степень разложения его 7%. Ниже глубины 0.25 м наблюдается мерзлота (исследования болота проводились 14 VIII 1971).

Гряды занимают 15% площади болота и имеют высоту 1 м. Они покрыты *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*. Покрытие кустарничками 35—40%. Обильно развита *Rubus chamaemorus*. Мхи представлены *Sphagnum magellanicum*, *Sph.*

centrale, *Sph. angustifolium*, *Sph. fuscum*, *Sph. warnstorfii*, *Polytrichum alpestre*, *Pleurozium schreberi*. Встречается также *Cladonia rangiferina*. Залежь здесь осоково-гипновая мощностью 2.5 м (рис. 3). Степень разложения торфа в ней 3—28%. До глубины 1.25 м торф очень жидкий.

К востоку характер аапа-бугристого комплекса меняется. Соотношение гряд и мочажин остается без изменения. Мочажины, занимающие 85% площади, очень ровные. Некоторые из них сильно обводнены, с небольшими озерками. В мочажинах распространены *Menyanthes trifoliata*, *Carex limosa*, *C. rostrata*, *Eriophorum russeolum* (в приозерной полосе), *Equisetum limosum*. В некоторых мочажинах встречаются *Comarum palustre* и *Peucedanum palustre*. Моховой покров образован *Sphagnum teres*, *Sph. riparium*, *Drepanocladus exannulatus*, *Calliergon stramineum*. Из мхов преобладает *Drepanocladus exannulatus*. pH равен 6.4.

Бугры невысокие, но значительные по площади (аналогичны описанным выше).

На грядах, занимающих 15% площади и имеющих высоту 15—20 см, развиты *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus quadripetalus* (покрытие кустарничками 50—60%). Травянистую растительность образуют *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum limosum*, *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*. Сфагны представлены видами *Sphagnum centrale*, *Sph. flexuosum*, *Sph. warnstorfii*, *Sph. nemoreum*.

Залежь также осоково-гипновая. Мощность ее 2.0 м, степень разложения торфа 15—29%. Этот аапа-бугристый комплекс распространен на преобладающем участке профиля, включая его центральную часть.

Окраинные участки болота очень ровные, местами слегка кочковатые, покрыты *Carex rostrata*, *C. irrigua*, *Menyanthes trifoliata*. На кочках — *Andromeda polifolia*, *Salix rosmarinifolia*, *Betula nana*. Моховой покров, в котором преобладают сфагновые мхи, образован *Sphagnum teres*, *Sph. riparium*, *Sph. angustifolium*, *Scapania irrigua*, *Calliergon stramineum*. Залежь многослойная лесо-топяная, мощность ее 4.0 м. Степень разложения торфа в ней — 10—27%.

Аналогичная картина в отношении мерзлоты наблюдается на буграх аапа-бугристого комплекса упомянутого выше болота, расположенного в 22 км выше дер. Колвы. Под этими буграми, имеющими высоту до 25 см, на глубине 0.25 м обнаружена также мерзлота. Но в отличие от вышеописанных на этих буграх распространены *Andromeda polifolia* и мхи — *Sphagnum centrale*, *Sph. lindbergii*, *Calliergon stramineum*.

Торфа, слагающие болота бассейна нижнего течения р. Колвы, представлены 28 видами (табл. 1). Из представленных в таблице данных следует, что в строении залежей исследованных болот преобладают низинные торфа, из них наиболее распространены осоково-сфагновый (9.6%), осоково-гипновый (7.7%) и древесно-травяной (8.9%). Часто встречаются также древесно-травяной (8.3%) и шейхцериевый (10.2%) переходные торфа. Верховые торфа обычно слагают окраинные участки или верхние слои переходных аапа-болот. Их мало (10.9%).

В табл. 2 показано процентное соотношение различных видов залежей, встреченных в низовьях Колвы. Бурение дало следующие результаты: на долю низинных залежей приходится 37.9%, переходных — 52.6%, смешанных — 9.5%. Верховых залежей в районе исследований не отмечено.

Б. Н. Городков (1932) близ Адзьвавом (недалеко от нашего района исследований, к востоку от него) отметил мелкобугристые болота, переходные между «Aapamoor» и крупнобугристыми. Здесь же на водоразделах встречены им крупнобугристые торфяники. Городков связывает распространение крупнобугристых торфяников с районами спорадической вечной мерзлоты. «Aapamoor» он считает характерными для северных областей лесной зоны.

Подобно болотам, изученным Городковым, исследованные нами болота бассейна нижнего течения р. Колвы являются переходными от аапа-болот к бугристым. Поэтому для них характерны черты, присущие аапа- и бугристым болотам. Таким образом, в бассейне нижнего течения р. Колвы

ТАБЛИЦА 1

Виды торфа, слагающие болота бассейна нижнего течения р. Колвы

Тип	Группа	Виды торфа	Количество образцов	Распространение (в %)
Верховой	Травяно-моховая	Шейхцериево-сфагновый	4	2.6
	Моховая	Сфагновый мочажинный	10	6.4
		Фускум	2	1.3
		Ангустифолиум	1	0.6
Переходный	Древесная	Древесный	2	1.3
	Древесно-травяная	Древесно-травяной	13	8.3
		Древесно-осоковый	4	2.6
	Древесно-моховая	Древесно-сфагновый	1	0.6
	Травяная	Травяной	2	1.3
		Шейхцериевый	16	10.2
	Травяно-моховая	Шейхцериево-сфагновый	9	5.8
		Осоково-сфагновый	2	1.3
		Шейхцериево-гипновый	1	0.6
	Моховая	Сфагновый	4	2.6
Низинный	Древесная	Древесный	4	2.6
		Березовый	1	0.6
	Древесно-травяная	Древесно-осоковый	10	6.4
		Древесно-травяной	14	8.9
	Древесно-моховая	Древесно-сфагновый	2	1.3
		Древесно-гипновый	1	0.6
	Травяная	Осоковый	9	5.8
		Шейхцериевый	2	1.3
		Травяной	2	1.3
	Травяно-моховая	Осоково-сфагновый	15	9.6
		Осоково-гипновый	12	7.7
		Шейхцериево-сфагновый	4	2.6
	Моховая	Сфагновый	4	2.6
		Гипновый	5	3.2

ТАБЛИЦА 2

Типы залежей исследованных болот бассейна р. Колвы

Тип	Подтип	Виды залежей	Распространение (в %)
Смешанный	Топяной	Топяная	9.5
Переходный	Лесо-топяной	Лесо-топяная	33.5
	Топяной	Топяная	19.1
Низинный	Лесо-топяной	Древесно-осоковая	4.7
		Многослойная лесо-топяная	9.5
	Топяной	Шейхцериевая	4.7
		Осоково-гипновая	14.3
		Осоково-сфагновая	4.7

наиболее развиты переходные аапа-болота. Встречаются также болота с аапа-бугристыми комплексами. Для всех этих болот характерны следующие основные комплексы: грядово-мочажинный, грядово-озерково-мочажинный и аапа-бугристый. На одних болотах распространен тот или иной из перечисленных комплексов, на других — различные сочетания их. Обычно эти болота не облесены, в редких случаях на отдельных участках наблюдается незначительное облесение. Окрайки болот, как правило, заняты полосой угнетенной древесной растительности — сосной, елью, березой. На грядах обычно развиваются *Betula nana*, кустарнички, осоки, *Menyanthes trifoliata*, *Rubus chamaemorus*, сфагновые и зеленые мхи, местами — лишайники; в мочажинах — осоки, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum russeolum*, *Scheuchzeria palustris* (иногда), сфагновые и зеленые мхи.

Мочажины обычно сильно обводнены, местами с водой на их поверхности. В строении залежей аапа-болот низовьев р. Колвы наблюдается также довольно большое разнообразие. Некоторые аапа-болота целиком сложены только низинными или только переходными торфами, другие — переходными и низинными, обычно при преобладающей роли первых.

Во флористическом отношении аапа-болота бассейна р. Колвы имеют много общих черт с усинскими аапа-болотами, описанными М. С. Боч и Н. Г. Солоневич (Боч, 1963; Боч и Солоневич, 1972). Общие черты этих болот: отсутствие или незначительное количество деревьев, в основном по окрайкам, значительное участие в растительных сообществах *Betula nana* и болотных кустарничков, а также травянистых растений — *Rubus chamaemorus*, *Menyanthes trifoliata* и различных осок (на грядах), *Carex limosa*, *Eriophorum russeolum*, *Comarum palustre* (на топяных участках). В моховом покрове общим признаком тех и других болот является присутствие на кочках или грядах *Sphagnum angustifolium* и *Sph. magellanicum*, на топяных участках — *Sph. jensenii*, *Sph. lindbergii* (в редких случаях) и *Sph. riparium* с примесью *Drepanocladus*. На аапа- и аапа-бугристых болотах бассейна р. Усы в районе Полярного круга в пределах северной тайги отсутствуют *Pinus silvestris*, *Scheuchzeria palustris*, очень редки *Drosera rotundifolia*, *Oxycoccus quadripetalus*.

В отличие от усинских аапа-болот, сложенных осоковыми и осоково-гипновыми торфами, в строении колвинских аапа-болот наряду с низинными торфами (осоково-гипновыми и осоково-сфагновыми) значительная доля принадлежит переходным торфам (древесно-травяному и шейхцериевому).

Колвинские аапа-болота отличаются от припечорских тем, что в растительном покрове значительно меньше представлены *Pinus silvestris* и *Scheuchzeria palustris*, обычные для северотаежных аапа-болот. Существуют также различия в строении торфяных залежей упомянутых болот. В отличие от колвинских аапа-болот припечорские аапа-болота, так же как и усинские, сложены низинными торфами.

ЛИТЕРАТУРА

Боч М. С. (1963). Об аапа-болотах на северо-востоке европейской части СССР. Бот. ж., 48, 12. — Боч М. С., Н. Г. Солоневич. (1965). Особенности стратиграфии лесотундровых болот на крайнем северо-востоке Коми АССР. Изв. Коми филиала ВГО, 10. — Боч М. С., Н. Г. Солоневич. (1967). Болота восточноевропейской лесотундры и их особенности. В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения. — Боч М. С., Н. Г. Солоневич. (1972). Болота и заболоченные редколесья и тундры. В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. — Варсанофьева В. А., В. А. Разницын, М. В. Фишман, Г. А. Чернов. (1964). Геологическая карта. Атлас Коми АССР. М. — Голдина Л. П., А. И. Овчинникова. (1964). Годовые суммы осадков и средние годовые температуры воздуха. Атлас Коми АССР. М. — Городков Б. Н. (1928). Крупнобугристые торфяники и их географическое распространение. Природа, 6. — Городков Б. Н. (1932). Вечная мерзлота в Северном крае. Тр. СОПС АН СССР, сер. Северная, 1. — Гуслицер Б. И., Г. А. Чернов. (1964). Четвертичные отложения. Атлас Коми АССР. М. — Кац Н. Я. (1948). Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. — Кац Н. Я. (1971). Болота земного шара. — Кац Н. Я., Ц. И. Минкина. (1936). Торфяные болота северной части бассейна реки Печоры. Тр. Центр. торф. опытн. станции, 1. Торфяные болота Крайнего Севера и азиатской части СССР. — Классификация видов торфа и торфяных залежей. (1951). М. — Лащенкова А. Н. (1964). Карта растительности. Атлас Коми АССР. М. — Овчинникова А. И. (1964а). Климатическое районирование. Атлас Коми АССР. М. — Овчинникова А. И. (1964б). Температура воздуха. Атлас Коми АССР. М. — Производительные силы Коми АССР. (1954), III, 1. Растительный мир. — Пьявченко Н. И. (1955). Бугристые торфяники.

Институт биологии Коми филиала
Академии наук СССР,
г. Сыктывкар.

Получено 10 IV 1973.

УДК 577.95 : 582.682

М. Ф. Левченко

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ЧИСТОТЕЛА *CHELIDONIUM MAJUS* L.

M. F. LEVCHENKO. THE LIFE CYCLE OF *CHELIDONIUM MAJUS* L.

Излагаются результаты изучения морфогенеза вегетативных органов *Chelidonium majus* L., которое проводилось в Москве в условиях культуры, по методике Игнатьевой И. П. (1963), на растениях, выращенных из семян. В средней полосе европейской части СССР чистотел большой — многолетнее, поликарпическое, полурозеточное растение. Популяции его полиморфны по продолжительности жизни растений, которая в условиях культуры варьирует от 5 до 7 лет и находится в прямой зависимости от длины виргинильного периода. Вырождение насаждения чистотела в культуре происходит на 3—4-й годы жизни и является следствием полиморфности растений по продолжительности жизненного цикла.

Chelidonium L. — монотипный род, представленный одним видом, чистотелом большим — *Chelidonium majus* L. (Prain, 1895; Попов, 1937; Хржановский, 1969). Это травянистое поликарпическое растение, произрастающее повсеместно, главным образом в тенистых местах — в лесах, парках, сорных местах, у заборов, жилья и т. п. (Бланк, 1862; Попов, 1937; Ильинская, 1941). По имеющимся данным продолжительность жизни растений (в ценозе) 20—25 лет (Ильинская, 1941; Балабас и др., 1965). В литературе дана биологическая и эколого-морфологическая характеристика этого растения (Бланк, 1862; Леньков, 1925; Ильинский, 1941; Ильинская, 1941; Балабас и др., 1965; Boshart, 1953); описаны его некоторые анатомические особенности (Люкшенкова, 1955, 1957); приводятся диагностические признаки и имеются сведения о составе физиологически активных веществ и их фармакологическом воздействии на организм человека (Боссэ, 1941; Энциклопед. словарь лекарственных и др. растений, 1951; Boshart, 1963; Симм, 1953; Залесский и др., 1954; Балабас и др., 1965).

Чистотел издавна является лекарственным сырьем (Morleu, 1958; Государственная фармакопея СССР, 1961), используется в металлообрабатывающей промышленности как антикоррозийное средство и поглотитель вредных газов (Мальцев, 1932, 1953; Боссэ, 1941).

В настоящей статье излагаются результаты изучения морфогенеза вегетативных органов чистотела. Работа проводилась в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева с 1968 по 1971 г. по методике И. П. Игнатьевой (1963) на растениях, выращенных из семян.

Семя чистотела (рис. 1, *а*) 1.5 мм дл. и 0.75 мм шир. (Леньков, 1925), обратнояйцевидное, слегка скрюченное, со стороны семенного рубчика более прямое. На этой стороне расположен гребенчатовидный светло-желтый семенной придаток (карункула). Поверхность семени сетчато-ямочная.

Первый год жизни. При посеве семян в условиях открытого грунта (конец апреля) массовые всходы появляются через 15—18 дней. При посеве сразу после созревания семена прорастают на 10—15-й день. В течение первых 2—3 дней усиленно растут главный корень и гипокотиль. Последний, вынося семядоли, заключенные в семенную кожуру, на поверхность почвы, вначале образует характерный изгиб, а затем выпрямляется (рис. 1, *б*, *в*). При расхождении семядолей семенная кожура сбрасывается.

В фазу семядолей (3—4-й день после появления всходов) длина проростка достигает 2.8—3.2 см. Семядоли черешчатые, ромбические, 0.8 см дл. и 0.5 см шир. (рис.1, *в*). Семядольный узел находится на расстоянии 0.3 см от поверхности почвы. При появлении зачатка 1-го листа главный корень начинает ветвиться (рис. 1, *г*).

Появление зачатка 2-го листа коррелирует с началом ветвления корней 2-го порядка (рис. 1, *д*). Семядоли к этому времени достигают наибольшей величины (1.2 см дл., 0.5 см шир.) и их форма изменяется до широколопатчатой. Рост гипокотиля заканчивается — расстояние семядольного узла до поверхности почвы увеличивается вдвое — до 0.6 см (в дальнейшем начинается втягивание его в почву). Первый лист простой черешчатый. Пластинка округлая (1.2 см дл., 1.5 см шир.), с 3—5 вдавлениями по краю, тонкая, гладкая с сетчато-нервным жилкованием, сверху желтовато-зеленая, снизу матовая. Черешок (2.0 см дл., 0.1 см в диам.) снизу (на $^1/_3$) шерстистый, выше голый. Главный корень (3—5 см дл.) имеет 6—8 слабо ветвящихся корней 2-го порядка.

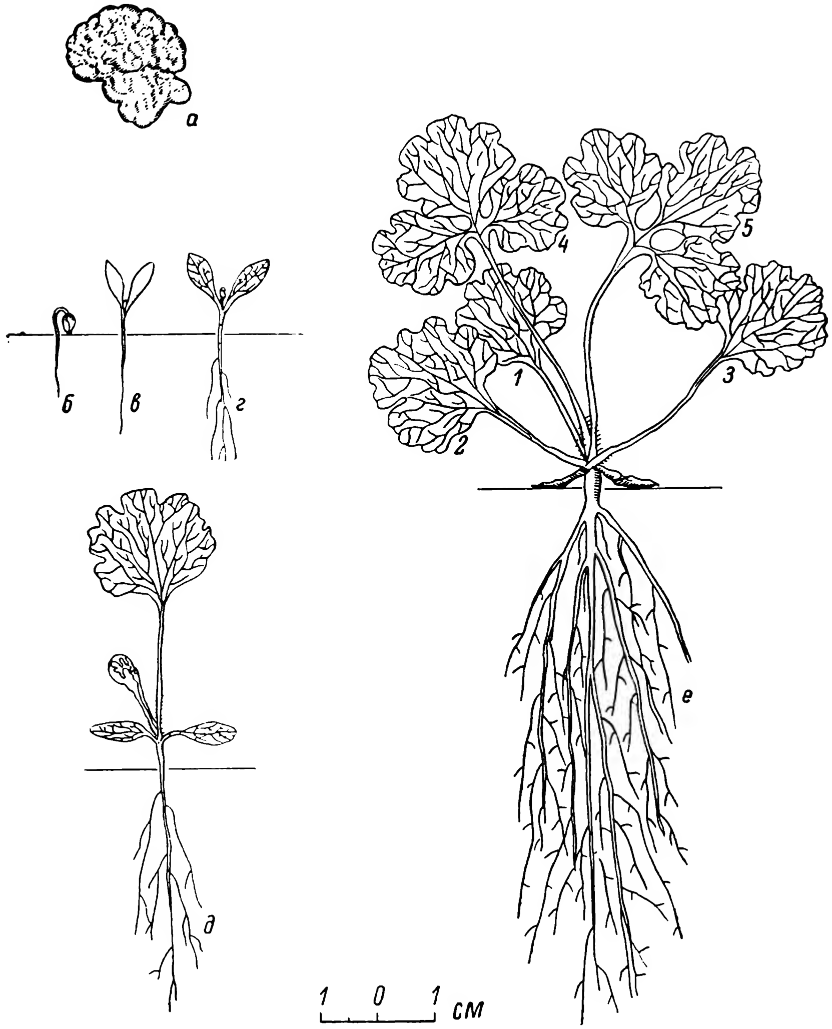


Рис. 1. Первые этапы развития сеянцев.

а — семя, ×200; *б* — прорастание семени; *в* — фаза семядолей; *г* — начало ветвления главного корня; *д* — фаза 1-го листа; *е* — фаза 5-го листа.

В фазу 5-го листа семядоли отмирают (рис. 1, *е*). Гипокотиль и главный корень утолщаются до 0.3 см в диам. Характерно образование на корнях 2-го и 3-го порядка множества коротких (0.2 см), тонких всасывающих корней. В фазу 8—10-го листа у растений происходит «линька» гипокотиля. Эпидерма между семядолями лопается в продольном направлении и постепенно слущивается, при этом отмершие семядоли сбрасываются.

В начале июля в прикорневой розетке главного побега развивается 12—15-й лист (первые 5 листьев у большинства растений к этому времени отмирают). В пазухах почти всех листьев становятся заметными почки. Главный корень достигает 14 см дл., утолщаясь в базальной части до 0.5 см, и имеет многочисленные корни 2, 3 и 4-го порядков; появляются первые корни 5-го порядка.

В середине июля у единичных растений формируется репродуктивная часть главного побега — в верхушечной почке становится заметным зачаточное соцветие и первое междоузлие стебля несколько удлиняется. Одновременно в почках 5—7 верхних листьев розетки главного побега также формируется соцветие.

Виргинильный период у всех растений популяции заканчивается в течение первого сезона вегетации, но его продолжительность сильно варьирует, в связи с чем они переходят в репродуктивное состояние (начало формирования репродуктивной части) постепенно, в течение почти трех месяцев — с середины июля до начала октября. Между длиной виргинильного периода, морфологической структурой и мощностью развития растений имеется прямая связь (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика главного побега растений, различающихся по длине виргинильного периода (средние данные)

Начало цветения (месяц, декада)	Процент растений	Число листьев			Стебель вегетативной части (в см)		Стебель репродуктивной части (в см)		Диаметр цветка (в см)
		на вегетативной части побега	на репродуктивной части побега	всего	длина	диаметр	длина	диаметр	
Август									
I	8	17	3	20	1	0.7	32	0.7	2
II	15	17	3.5	20.5	1	0.7	48	0.8	2
III	25	20	3.8	23.8	1	1	52	0.9	2
Сентябрь									
I	20	23	4	27	1.5	1	58	1	2.2
II	12	25	4	29	1.5	1.5	52	1	2.1
III	10	25	4	29	1.5	1.5	64	1	2
Октябрь									
I	10	35	—	35	2	2	1	—	—

Число листьев на вегетативной части главного побега колеблется от 17 у растений с наиболее коротким виргинильным периодом (зацвели в I декаде августа) до 35 — у растений с самым длинным виргинильным периодом (в октябре у них сформировался лишь зачаток репродуктивной части). Увеличение числа листьев вегетативной части главного побега находится в прямой связи с размерами ее стебля (длина его увеличивается от 1 до 2 см, диаметр — от 0.7 до 2 см).

Число листьев на репродуктивной части главного побега также имеет тенденцию увеличиваться, но варьирует в очень небольших пределах — от 3 до 4. Вместе с тем длина стебля репродуктивной части у наиболее позднеспелых растений (зацветших в III декаде сентября) увеличивается вдвое, а диаметр — от 0.7 до 1 см. Диаметр цветка, по-видимому, не зависит от длины виргинильного периода растений.

Ниже охарактеризованы особенности развития растений, вступивших в период цветения в течение августа. В фазе начала цветения вегетативная часть главного побега представлена крупной прикорневой розеткой — 30 см выс. и до 60 см в диам. (длина и диаметр стебля соответственно 1 и 0.7—1 см). Форма и размеры листьев изменяются в акропетальном направлении следующим образом (рис. 1, *е*; 2, *А*, *Б*). Первые три листа простые (3—5 см дл.), пластинка округлая с волнистым краем; 4-й и 5-й листья (7 см дл.) тройчатораздельные; 6—8-й листья

(9—14 см дл.) тройчаторассеченные. Последующие 10—15 листьев (15—25 см дл.) перисторассеченные, число сегментов последовательно увеличивается от 5 до 9, край листа городчатый. Пластинка листьев гладкая, с верхней стороны желтовато-зеленая, с нижней — матовая. Черешок полуцилиндрический, снизу опушенный шиловидными волосками, выше — голый. Соотношение длины пластинки и длины черешка изменяется от 0.6 у первых пяти листьев до 1.5 у 10—15-го листьев и 1.6 у 17—20-го листьев.

На репродуктивной части главного побега (длина стебля 30—50 см, диаметр 0.6—1.0 см) развивается 3—4 лировидно-перисторассеченных листа (рис. 2, *Б*). В акропетальном направлении число сегментов уменьшается от 6 пар у нижнего листа до 3 у верхнего. Стебель репродуктивной части главного побега цилиндрический, коленчатовосходящий, выполненный, ребристый, упругий, с редким шерстистым опушением. Обращает на себя внимание бутылкообразное утолщение его нижней части (рис. 3, *а*), смысл образования которого остается неясным. Первое междоузлие (рис. 3, *б*) всегда самое длинное (15—30 см), длина последующих двух более чем вдвое меньше.

Ветвление репродуктивной части идет до 4-го и 5-го порядка, число листьев у боковых побегов (в акропетальном направлении) уменьшается от 4 до 1.

В пазухах листьев репродуктивной части главного побега (в отличие от одиночных почек на его вегетативной части) формируются сериальные почки, образующие нисходящий ряд. В зависимости от местоположения почки в ряду из нее развивается побег, имеющий определенную структуру. В пазухе самого верхнего листа репродуктивной части первой трогается в рост верхняя почка. Она развивается в репродуктивный побег, представленный цветоносом, заканчивающимся соцветием (рис. 3, *г*). Следующая за ней (средняя почка) развивается в репродуктивный побег (*д*) с одним листом; нижняя почка — ближайшая к основанию листа — образует вегетативный побег (*е*). Однако формирование 3 почек и развитие из них побегов происходит только в наиболее благоприятных условиях, обычно же 2 нижние почки остаются спящими.

Зацветание побегов в пределах репродуктивной части главного побега происходит в базипетальном направлении. Соцветие — щитковидная кисть, число цветков в которой изменяется от 10 у главного побега до 3 у побегов 4-го порядка. В пределах соцветия цветки раскрываются в центробежном направлении.

Вегетативная часть главного побега имеет следующее строение. Почки в пазухах 5 нижних листьев спящие, в пазухах 6—12-го листьев формируются розеточные побеги 2-го порядка (число листьев у них уменьшается в акропетальном направлении от 30 до 15), в пазухах 13—17-го листьев — побеги моноциклические, из которых 3 верхних безрозеточные.

Зацветание моноциклических побегов на вегетативной части идет в базипетальном направлении. Они зацветают через 3—4 дня после зацветания главного побега. Число цветков в соцветии и порядок их зацветания такой же, как у соцветия главного побега.

Корневая система растений, находящихся в фазе цветения, представлена системой главного корня. Последний хорошо выражен (длина 12—18 см, диаметр базальной части 0.7—0.8 см) и ветвится до 4-го порядка. На его базальной части расположены 5—6 сближенных крупных корней 2-го порядка (12—18 см дл., 0.5 см в диам.), составляющих основу корневой системы. Многочисленные корни 3—5-го порядка в значительной мере представлены эфемерными корнями. Это тонкие, короткие корни, расположенные, как правило, пучками. Их появление обычно приурочено к определенным фазам роста растения (весеннее отрастание, вступление в период цветения, отрастание побегов возобновления).

В конце августа у растений, начавших цвести в I декаде этого месяца, начинается плодоношение. К этому времени все листья на вегетативной части главного побега отмирают (в акропетальной последовательности); начинается отмирание листьев репродуктивной части (в базипетальном направлении).

В пазухах нижних листьев прикорневой розетки трогаются в рост почки возобновления. Характерной особенностью развития этих почек является формирование на их базальной части придаточных корней.

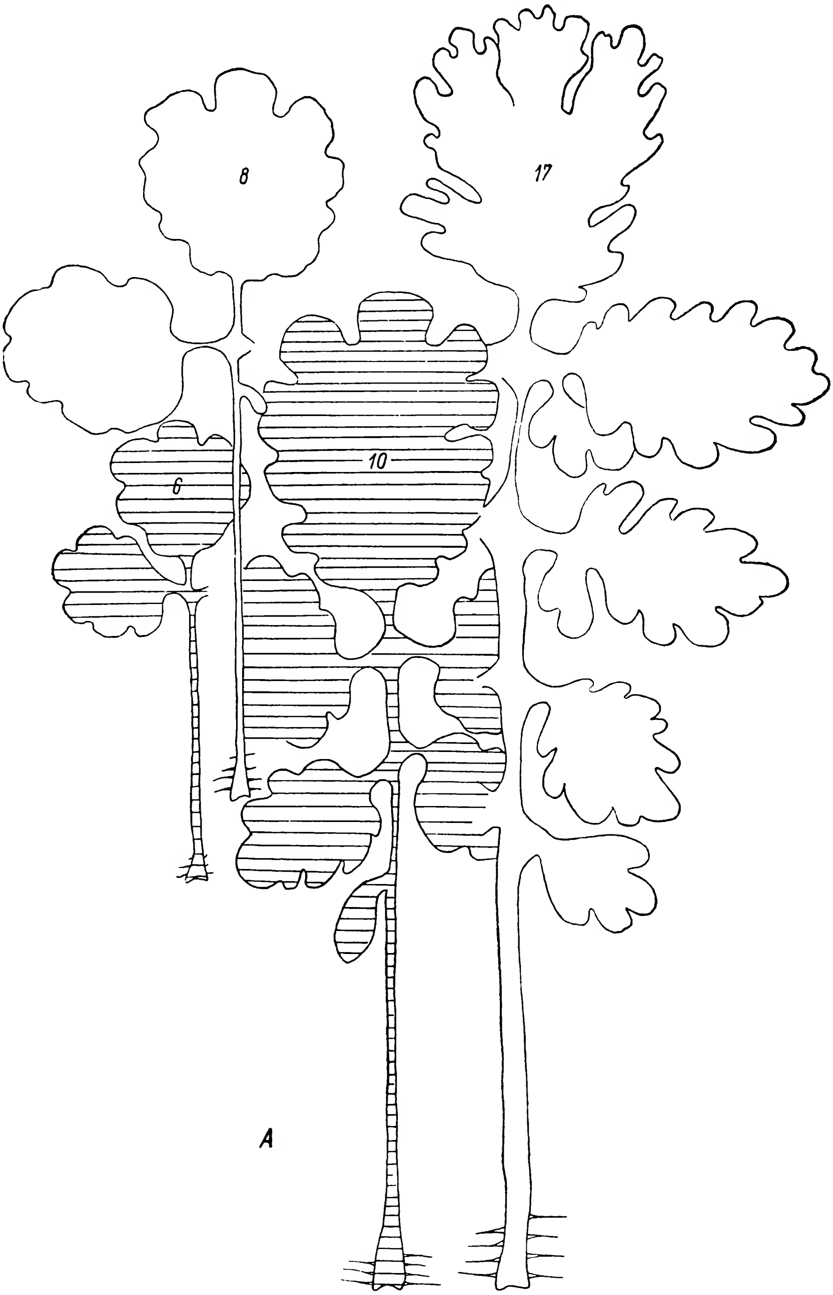


Рис. 2. Листья главного побега.

А — *6*, *8*, *10*, *17* — листья вегетативной части.

Наиболее позднеспелые растения зацветают в конце сентября. На их вегетативной части развивается до 25 листьев (табл. 1). Последовательность развития побегов возобновления (розеточных) на вегетативной части главного побега остается той же, что и у более скороспелых растений, но число этих побегов вдвое больше (12—15).

Растения, имеющие наиболее длинный виргинильный период, в 1-й год жизни не переходят к цветению. К началу зимы у главного побега развивается прикорневая розетка (около 35 листьев) и закладывается зачаток репродуктивной части. Длина зачатка различна (рис. 4); у одних растений он так мал, что просматривается лишь под бинокуляром (*а*) и скрыт в туго свернутых пластинках листовых зачатков, у других — первое междоузлие удлинено до 1—3 см (*б*). Ткани стебля вегетативной части главного побега позднеспелых растений (*д*) здоровые, плотные, зеленовато-белые. Основание главного побега втянуто в почву на глубину около 1.5 см. Наблюдения показали, что глубина втягивания основания главного побега в почву к зиме 1-го года жизни растений находится в прямой зависимости от мощности его развития, что подтверждает имеющиеся наблюдения (Трегубенко и Рак, 1949; Игнатьева, 1963). Так, у растений с 18—20 листьями в розетке главного побега (длина главного корня 15—17 см, диаметр базальной части 0.7 см) основание его находится на глубине 1 см, а у более крупных растений, имеющих 28—35 листьев (длина корня 18—23 см, диаметр базальной части 1 см), — на глубине 2 см.

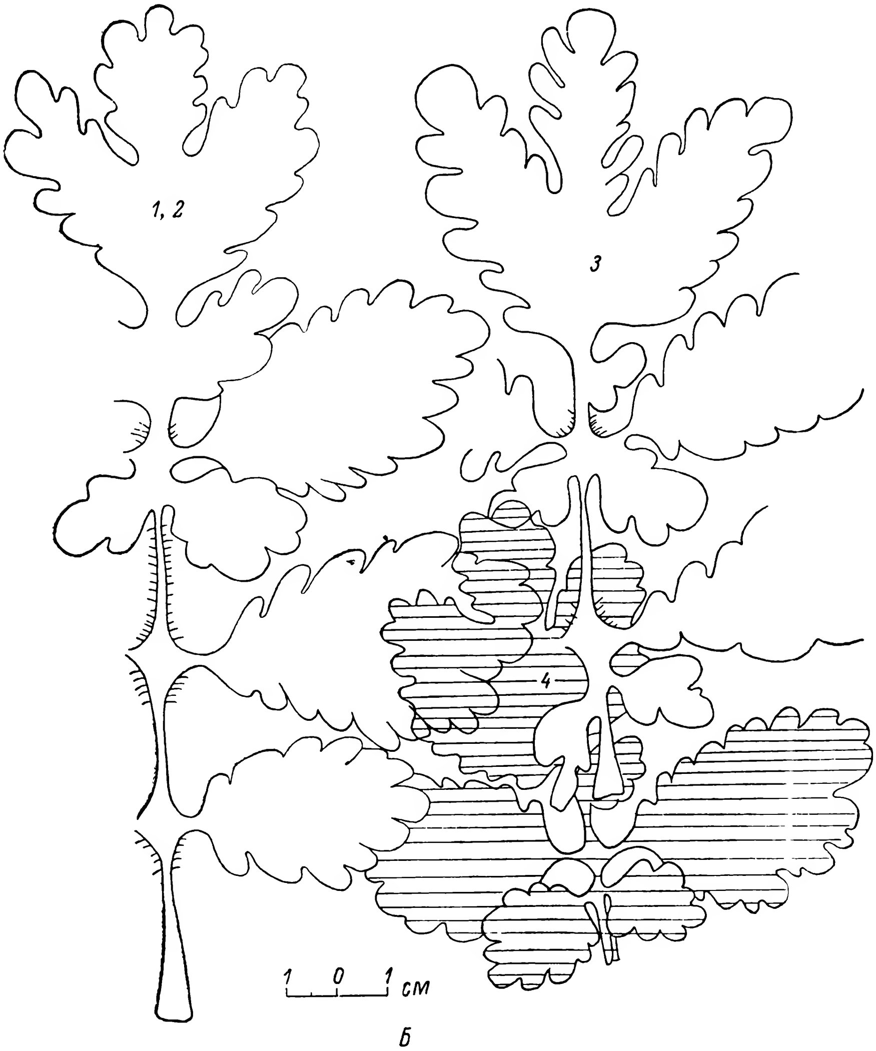


Рис. 2 (*продолжение*).
Б — *1, 2, 3, 4* — листья репродуктивной части.

К началу зимы структура корневой системы несколько изменяется. Наряду с продолжающимся развитием системы главного корня на гипокотиле и базальной части нижних почек возобновления к этому времени развиваются придаточные корни (3—10 см дл. и 0.1—0.2 см в диам.); наиболее крупные из них начинают ветвиться.

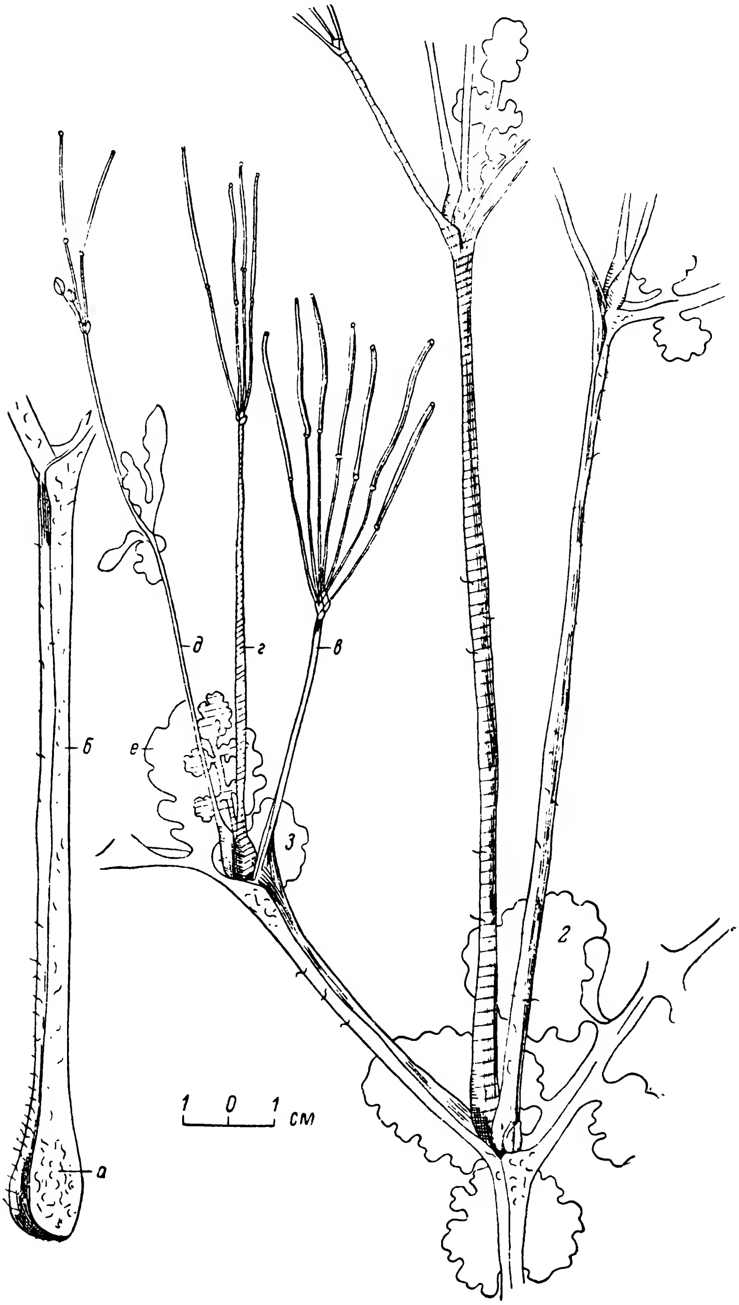


Рис. 3. Строение стебля репродуктивной части главного побега.

а — основание стебля; *б* — нижнее междоузлие; *в* — верхнее междоузлие; *г*, *д*, *е* — побеги из сериальных почек; *1*—*3* — порядковые номера листьев.

При наступлении морозов репродуктивная часть побегов отмирает под воздействием низких температур. Общее число органов возобновления (розеточные побеги 2-го и 3-го порядка и почки тех же порядков) варьирует от 40 до 83.

Второй год жизни. Процесс отмирания репродуктивной части главного побега и побегов 2-го порядка, начавшийся у растений, цветших в предыдущем году осенью, в течение зимы продолжается, и к весне она

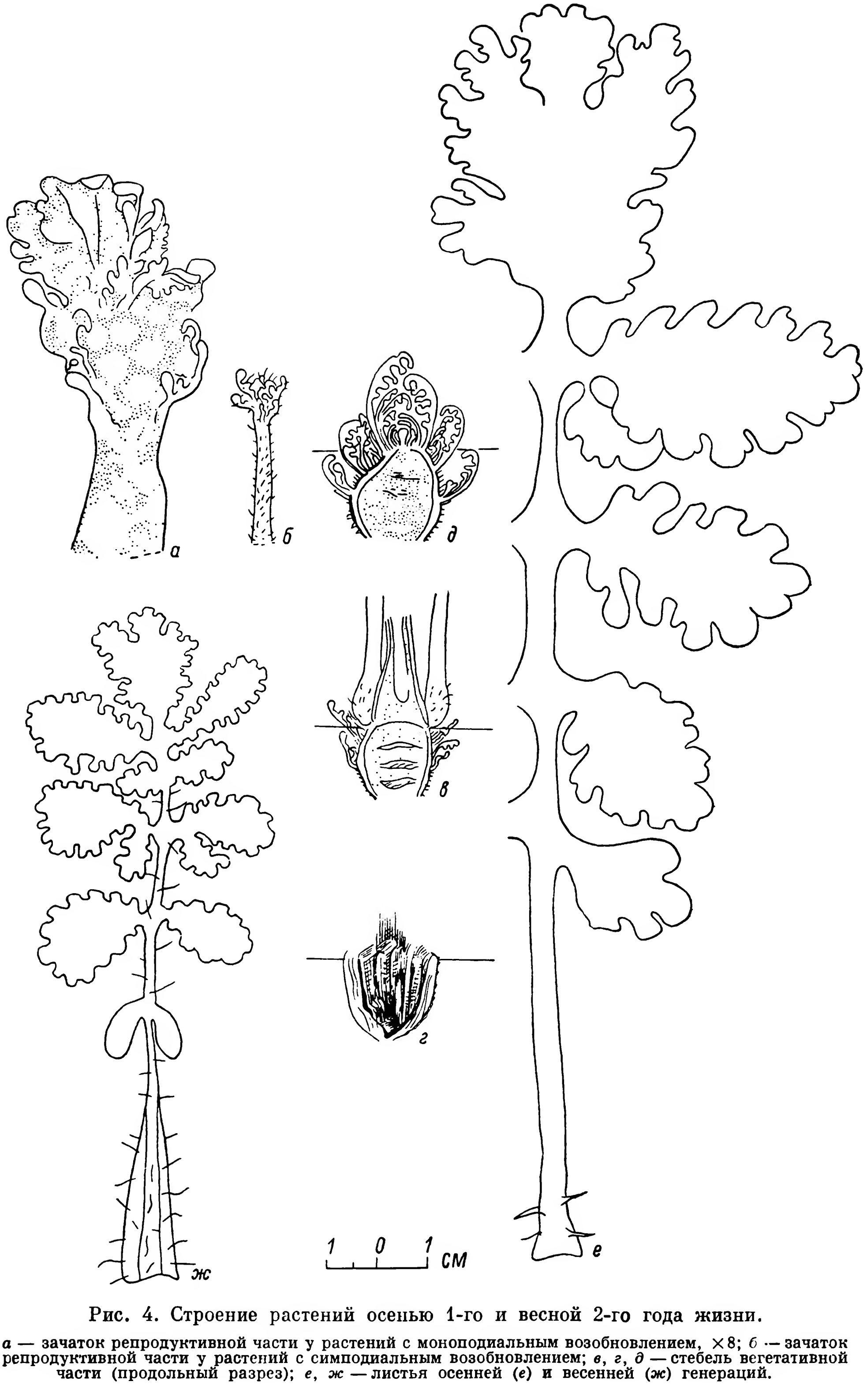


Рис. 4. Строение растений осенью 1-го и весной 2-го года жизни.

а — зачаток репродуктивной части у растений с моноподиальным возобновлением, ×8; *б* — зачаток репродуктивной части у растений с симподиальным возобновлением; *в*, *г*, *д* — стебель вегетативной части (продольный разрез); *е*, *ж* — листья осенней (*е*) и весенней (*ж*) генераций.

обычно отваливается. Отмирание тканей распространяется на стебель вегетативной части (отмирает главным образом сердцевина), но быстро приостанавливается, так как клетки стенок полости опробковевают (рис. 4, *г*). Для растений, у которых зачаток репродуктивной части главного побега к зиме имел длину более 2 см, характерен такой же процесс отмирания. Таким образом, у большинства растений популяции возобновление симподиальное. У единичных растений, зачаток репродуктивной части которых меньше 2 см (рис. 4, *а*, *д*), он перезимовывает, и такие растения возобновляются моноподиально.

Ниже приводится описание особенностей развития растений с симподиальным возобновлением. В течение зимы листья розеточных побегов остаются живыми и сохраняют зеленую окраску, но с наступлением первых теплых дней быстро отмирают. Хорошо перезимовывают лишь наиболее молодые из них, с неразвернувшейся пластинкой, закрывающие верхушечную почку. Отрастание побегов начинается обычно еще под снегом. Первые 5—7 листьев, разворачивающиеся весной (рис. 4, *ж*), отличаются от последних взрослых листьев (*е*), образовавшихся в розетке главного побега осенью предыдущего года. Размеры их значительно меньше, черешок короткий и широкий. Это обычное явление, отмеченное ранее для ряда растений (Игнатьева, 1964) и связанное с тем, что в течение зимы эти листья находятся под воздействием низких температур, недостаточного освещения и т. д. Листья, разворачивающиеся вслед за ними, т. е. перезимовывающие в состоянии слабо дифференцированных зачатков (0.2 см дл. и менее), развиваются в типичные срединные листья, подобные последнему взрослому листу в розетке растений предыдущего года.

Почки возобновления, расположенные в пазухах нижних отмерших листьев главной розетки, закрытые. Рост их продолжается зимой и к весне они достигают длины 0.7—3 см (осенью — 0.2—0.3 см). Такие почки имеют обычно 4 низовых листа, представленных розовато-коричневыми чешуями, и 10—15 листовых зачатков, для которых характерно расширенное основание с мясистой средней частью и маленькая пластинка.

В конце апреля—начале мая у почек возобновления разворачиваются первые листья. Одновременно на их базальной части закладываются новые придаточные корни, а образовавшиеся в предыдущем году ветвятся (рис. 5, *Г*).

Надземная часть растений в текущем году строится из побегов 2-го и 3-го порядков. Тип развития побегов 2-го порядка моно- и дициклический. Моноциклические побеги 2-го порядка (5—7) развиваются из почек возобновления в пазухах нижних листьев главного побега, дициклические (7—12) — в пазухах листьев средней зоны главного побега. Побеги 3-го порядка (14—30) — моноциклические, они формируются в пазухах верхних листьев вегетативной части побегов 2-го порядка. Число листьев на вегетативной части моноциклических побегов 2-го порядка — 12—20, дициклических — 15—30. У моноциклических побегов 3-го порядка вегетативная часть не образуется.

В середине мая все растения популяции зацветают почти одновременно — в течение 5 дней, независимо от длины виргинильного периода. Последовательность и направление зацветания в пределах дициклических побегов 2-го порядка те же, что в предыдущем году у главного побега. Растения с моноподиальным возобновлением, с характерным для них большим числом листьев в розетке главного побега, отличаются от вышеописанных растений с симподиальным возобновлением бо́льшим числом побегов возобновления и почек. Фазы бутонизации, цветения и созревания семян у них наступают в одни и те же сроки. Зацветание побегов в пределах куста и в пределах главного побега происходит в той же последовательности. Представляет интерес изменение структуры побегов 2-го порядка, развившихся на вегетативной части главного побега.

Наибольшими размерами вегетативной части обладают нижние дициклические побеги 2-го порядка (табл. 2). В акропетальном направлении величина вегетативной части и число листьев на ней уменьшаются.

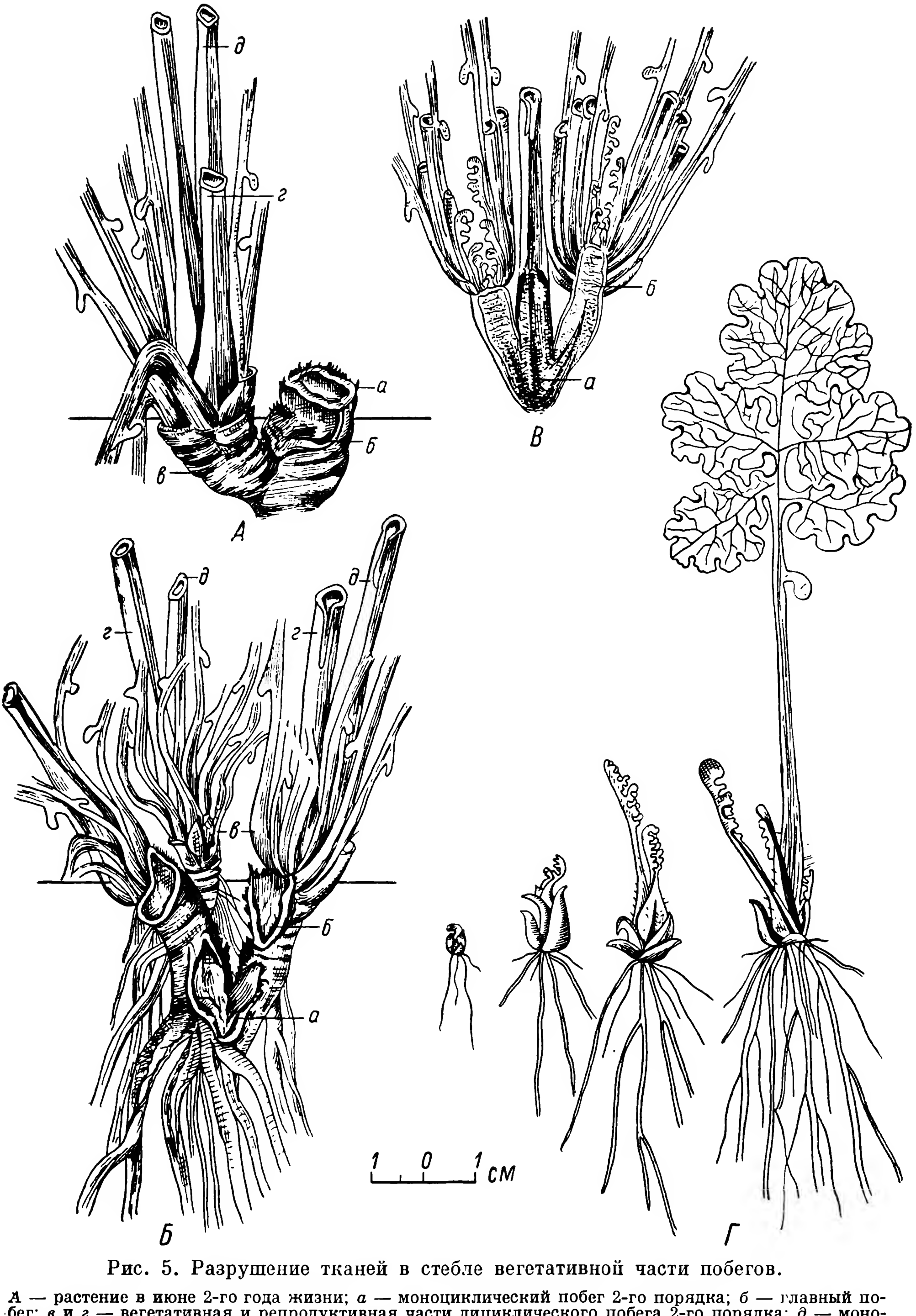


Рис. 5. Разрушение тканей в стебле вегетативной части побегов.

А — растение в июне 2-го года жизни; *а* — моноциклический побег 2-го порядка; *б* — главный побег; *в* и *г* — вегетативная и репродуктивная части дициклического побега 2-го порядка; *д* — моноциклический побег 3-го порядка; *Б* — растение в июне 3-го года жизни; *а* — дициклический побег 2-го порядка; *б* — моноциклический побег 3-го порядка; *в* и *г* — вегетативная и репродуктивная части дициклических побегов 3-го порядка; *д* — моноциклический побег 4-го порядка; *В* — растение осенью 3-го года жизни (эндогенное отмирание тканей стебля вегетативной и репродуктивной части); *а* — побег 3-го порядка; *б* — дициклические побеги 4-го порядка; *Г* — развитие почки возобновления в пазухе нижнего отмершего листа главной розетки.

То же происходит с репродуктивной частью побега. У самых верхних репродуктивных побегов 2-го порядка, развившихся в пазухах 5—7 верхних листьев главного побега и цветших в предыдущем году, вегетативная часть отсутствует (в таблицу они не внесены). У моноциклических побегов 2-го порядка (в пазухах пяти нижних листьев вегетативной части главного побега) также наблюдается тенденция к уменьшению размеров стебля вегетативной части и числа листьев на ней в акропетальном направлении (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Изменение структуры побегов 2-го порядка в пределах вегетативной части главного побега

(2-й год жизни)

Тип и возраст побегов	Вегетативная часть			Репродуктивная часть		
	число листьев	длина стебля (в см)	диаметр стебля (в см)	число листьев	длина стебля (в см)	диаметр стебля (в см)
Первый год жизни						
Главный побег	18	1.5	1.5	4	60	0.8
Второй год жизни						
Побеги 2-го порядка [1]						
Моноциклические						
1	20	1	0.8	4	82	1
2	18	1	0.7	4	70	1
3	17	1	0.7	4	62	0.8
4	15	0.8	0.5	3	50	0.6
5	12	0.6	0.3	3	41	0.5
Дициклические						
1	30	1.5	1	4	90	1
2	25	1.5	1	4	95	1
3	22	1	1	4	78	1
4	18	1	0.8	4	70	1
5	17	1	0.7	4	65	0.8
6	15	0.7	0.6	4	60	0.8

---

[1] Побеги расположены в акропетальной последовательности.

Цветение начинается почти одновременно у дициклических побегов 2-го порядка и моноциклических 3-го порядка. Моноциклические побеги 2-го порядка, образовавшиеся из почек возобновления, расположенных в пазухах нижних листьев главной розетки, зацветают позднее на 30—40 дней. По-видимому, это связано с формированием зачатка репродуктивной части весной. Цветение растений заканчивается в последней декаде июля. Продолжительность периода цветения варьирует от 45 дней у растений с симподиальным возобновлением до 60 дней у растений с моноподиальным.

Корневая система смешанного типа и представлена системой главного корня и придаточных корней на гипокотиле и базальной части нижних побегов 2-го порядка. Процесс отмирания главного корня (длина 28 см, диаметр 3 см), начавшийся весной этого года и идущий в базипетальном направлении, продолжается. Боковые корни 2-го порядка (5—7), расположенные на базальной части главного, достигают значительных размеров (длина 30 см, диаметр 2—3 см). У всех взрослых корней происходит сбрасывание первичной коры, которая при выкапывании растений свисает в виде лент.

В конце августа заканчивается созревание семян и начинается естественное отмирание (в базипетальном направлении) репродуктивной части побегов 2-го и 3-го порядков. Побеги возобновления 3-го порядка (отрастание которых началось в середине августа и шло очень быстро) к этому времени достигают высоты 10—15 см. На них развиваются 20—30 крупных, ярко-зеленых листьев, причем нижние 5—7 из них уже отмерли. В пазухах нижних листьев вегетативной части дициклических побегов 2-го порядка становятся хорошо заметными почки возобновления.

В конце сентября отмирание тканей стебля вегетативной части главного побега, начавшееся в первую зиму, а затем приостановившееся весной вследствие опробковения клеток стенок полостей, начинается снова и идет в базипетальном направлении. Полость в стебле вегетативной части главного побега расширяется.

Система главного корня теряет значение в корневом питании растений. Основная масса корней представлена хорошо ветвящимися придаточными корнями. Корни на гипокотиле достигают длины 20—30 см и имеют диаметр до 1 см. Все вновь закладывающиеся почки и образующиеся побеги на базальной части стебля имеют придаточные корни. Большая часть главного корня отмирает к этому времени. Боковые корни продолжают функционировать, но процесс отмирания распространяется и на них. На поверхности крупных корней появляются пучки эфемерных корней (длина до 7 см, диаметр 0.1—0.2 см). Эти корни не ветвятся и остаются жизнедеятельными до глубокой осени. На базальной части почек возобновления 3-го порядка формируются придаточные корни. Продолжается втягивание базальной части побегов в почву. Этот процесс осуществляется многочисленными придаточными корнями на гипокотиле, а также на вегетативной части главного побега и нижних дициклических побегов 2-го порядка. Глубина втягивания основания главного побега в почву 2—3 см.

Третий год жизни. Отрастание растений начинается, как обычно, во второй декаде апреля. В центре кустов имеются значительные разрушения, внешне, однако, почти незаметные благодаря большому числу растущих листьев. Репродуктивная часть побегов 2-го и 3-го порядков в течение зимы отмирает до основания и отпадает; в стебле вегетативной части дициклических побегов 2-го и моноциклических 3-го порядка образуются открытые полости (рис. 5, *Б*). Возобновление осуществляется из дициклических побегов 3-го порядка (*в*), сформированных в пазухах отмерших листьев средней зоны вегетативной части дициклических побегов 2-го порядка в конце лета предыдущего года. В пазухах верхних листьев этих побегов развиваются 3—4 моноциклических побега 4-го порядка (*д*), в пазухах листьев средней зоны — розеточные побеги возобновления 4-го порядка, в пазухах нижних листьев — почки. Процесс отмирания тканей у корней 2-го и 3-го порядков зашел весьма далеко. Живые ткани представлены узким периферийным слоем, состоящим из коры, которая в некоторых местах также отмерла, камбием и тонкой полоской древесины. Полость в корне имеет коническую форму и заполнена рыхлыми отмершими тканями. На базальной части молодых боковых корней 5-го и 6-го порядков образуются пучки эфемерных корней. Придаточные корни на вегетативной части главного побега и дициклических побегов 2-го порядка достигают значительных размеров (до 20 см дл. и 0.5 см в диам.). У побегов 4-го порядка закладываются первые придаточные корни.

Цветение растений в этом году начинается несколько позже (в начале июня). Сначала зацветают дициклические побеги 3-го порядка (их стебель 90—110 см дл. и 1 см в диам.). Боковые побеги на их репродуктивной части зацветают на 3 дня позже. Затем начинают цвести последовательно моноциклические побеги 4-го порядка и моноциклические побеги, развившиеся из почек возобновления в пазухах листьев нижней зоны вегетативной части побегов 3-го порядка. Период цветения растений уменьшается на 10—12 дней, что связано с уменьшением степени ветвления репродуктивной части побегов — она ветвится только до 3-го порядка.

К концу цветения (конец июля) в стебле вегетативной части цветущих побегов образуется большая полость, стенки которой выполнены отмершими тканями. Отмирание распространяется на сердцевину репродуктивной части побега в его нижней части. Этот очаг отмирания тканей возникает эндогенно, что не наблюдалось ранее, т. е. у побегов, развившихся в первые два года жизни растений.

Массовое созревание семян на побегах 3-го порядка отмечено в III декаде июля (на 10—15 дней раньше, чем в предыдущем году); на репродуктивной части боковых побегов этот процесс запаздывает на 5 дней. На побеге 2-го порядка в средней зоне вегетативной части осенью развиваются 2—3 розеточных побега 4-го порядка и 1—4 почки в пазухах нижних листьев. Число листьев у розеточных побегов изменяется от 12 до 7. Органы возобновления растения к этому времени представлены 10—14 розеточными побегами 4-го порядка и 30—49 почками возобновления 4-го и 5-го порядков. Число органов возобновления, так же как и процент реализации их в репродуктивные побеги, наибольший во 2-й год жизни (соответственно 111 и 90%), к 4-му году уменьшается в 3 раза. Число зачатков репродуктивных побегов наибольшее в 1-й год жизни и равно 83. К 3-му году жизни число их сокращается в 3.3 раза, а осенью 4-го года они не закладываются и на их месте развиваются «вынужденно» вегетативные побеги.

Глубина втягивания основания побегов 3-го порядка в почву варьирует от 3.5 до 5 см. Расположение основания главного побега определить невозможно в связи с произошедшими к этому времени разрушениями в его базальной части.

Четвертый год жизни. Часть побегов возобновления, а также почек в течение зимы отмирают, чего в предыдущие годы не происходило. Из 10—14 вегетативных побегов, которые развиваются к осени, остается в среднем 5—8. Отмирание связано с продолжающимся с осени 3-го года жизни разрушением тканей и увеличением размеров полости в стебле вегетативной части побегов предыдущих порядков. На рис. 5, *В* изображен продольный разрез стебля вегетативной части побегов 3-го (*а*) и 4-го (*б*) порядков. Хорошо видно образование полости в стебле вегетативной части побегов 3-го порядка и обособление в связи с этим побегов 4-го порядка. Отмирание тканей стебля вегетативной части этих побегов (эндогенное) начинается осенью предыдущего года. В центральной части стебля побега 4-го порядка еще до его зацветания ткани разрыхляются, появляются ячеи.

Рост годичных побегов в текущем году находится в тесной зависимости от степени отмирания вегетативной части побегов предыдущего порядка. Там, где разрушения значительные, побеги растут слабо или отмирают на ранних этапах развития. Обычно вегетативная часть всех побегов 2-го порядка к этому времени отмирает полностью, в связи с чем побеги 3-го порядка, развившиеся на ней, разъединяются. В последующие годы это характерно для побегов следующих порядков.

В середине июля четко проявляется неодновременность наступления фаз у растений. Наряду с растениями, несущими плоды, можно видеть цветущие, а также бутонизирующие. Для большинства побегов 4-го и 5-го порядков характерно увеличение длины стебля вегетативной части (2—2.5 см) и уменьшение диаметра (до 0.5—0.3 см), раннее отмирание сердцевины и образование внутренней полости. В основании побегов имеются свободно сидящие почки 5-го и 6-го порядков, число которых варьирует от 2 до 6. Нередко отмирающие ткани полностью изолируют их, и в этом случае они отмирают.

В конце 4-го года жизни часть побегов 4-го порядка остается в вегетативном состоянии, что связано с отмиранием тканей стебля вегетативной части побегов предыдущих порядков. Интересно отметить образование розеточных побегов вместо зачатка репродуктивной части в пазухах верхних листьев вегетативной части побегов предыдущих порядков, что ранее не отмечалось. Число побегов возобновления 6, почек 15.

Для четырехлетних растений характерна партикуляция. Растение, внешне представляющее собой как будто единое целое, на самом деле состоит из отдельных побегов, ведущих самостоятельный образ жизни, но все еще механически соединенными между собой отмершими частями. При выкапывании кусты разваливаются на несколько частей, чаще по числу побегов 2-го, а иногда и 3-го порядка. Между некоторыми из этих частей еще существует связь, но участки живых тканей, соединяющие их, очень малы. Отделившиеся части вполне жизнеспособны. Если процесс разрушения тканей у этих частей не заходит слишком далеко, на них развиваются побеги следующего порядка. Однако последние обычно отличаются небольшими размерами и отмирают в вегетативном состоянии преимущественно на ранних этапах развития.

Таким образом, популяции чистотела большого полиморфны по продолжительности жизни растений. В условиях культуры она варьирует от 5 до 7 лет, в течение которых сменяется 6—8 генераций побегов. Часть растений зацветает в год посева, остальные на 2-й год.

Продолжительность жизни растений находится в прямой зависимости от длины виргинильного периода, а в морфологическом аспекте — от числа листьев на вегетативной части главного побега.

Ежегодное возобновление надземной части происходит главным образом из верхушечных почек розеточных побегов и отчасти из пазушных почек.

Монокарпические побеги развиваются по типу ди- и моноциклических. У дициклических побегов осенью формируются зачатки репродуктивной части.

Характерной особенностью *Ch. majus* является ветвление вегетативной части побегов. Побеги 2-го порядка развиваются в средней и верхней зонах вегетативной части главного побега, начиная с пазухи 6—8-го листа и далее в акропетальной последовательности. В пазухах нижней зоны (5—8 первых листьев) почки до конца лета первого сезона вегетации остаются спящими и только текущей осенью или весной следующего года развиваются в побеги, имеющие, таким образом, озимый или моноциклический тип развития.

Ветвление побегов 2-го и последующих порядков идет по той же схеме, но в пазухах нижних листьев их вегетативной части почки или остаются спящими, или начинают расти позже почек, находящихся в средней и в верхней зонах; однако, попадая, в зону отмерших тканей они погибают.

Моноциклические побеги (2—5) в пазухах верхних листьев вегетативной части развиваются у главного побега и побегов 2—4-го порядков; у побегов 5-го порядка их зачатки также закладываются, но обычно отмирают на ранних этапах развития или формируются слабые «вынужденно» вегетативные побеги, что уже было отмечено ранее для других растений (Игнатьева, 1964).

Сравнение монокарпических побегов разных порядков показывает, что длина и диаметр стебля репродуктивной части и степень ее ветвления, размеры вегетативной части, число листьев, органов возобновления и придаточных корней на ней уменьшаются с увеличением порядка побегов.

Строение корневой системы в течение жизненного цикла растений изменяется: в первый сезон вегетации функционирует главным образом система главного корня, так как придаточные корни появляются лишь в конце лета. Осенью 2-го года жизни начинается отмирание системы главного корня. В конце 3-го и в последующие годы корневая система представлена только придаточными корнями.

В течение всего жизненного цикла происходит постепенное втягивание растения в почву. На первых этапах развития растений оно осуществляется благодаря сокращению гипокотиля и корней, составляющих систему главного корня, а впоследствии придаточных корней. Сокращение тканей гипокотиля и базальной части главного корня заметно довольно хорошо по образующимся на их поверхности морщинам, у придаточных корней это выражено слабее. Между мощностью развития растений и интенсивностью втягивания основания побегов существует прямая зависимость: чем крупнее растение, тем соответственно на большую глубину втягивается основание его побегов в почву, благодаря чему органы возобновления оказываются расположенными относительно поверхности почвы примерно одинаково как у слаборазвитых растений, так и у крупных.

У растений с коротким виргинильным периодом (зацветающих в первый год) репродуктивная часть главного побега и моноциклические побеги 2-го порядка отмирают вынужденно, при наступлении морозов, что приводит в дальнейшем к отмиранию тканей стебля вегетативной части главного побега и образованию полости. Отмирание репродуктивной части дициклических побегов 2-го и последующих порядков в дальнейшем приводит к образованию ряда новых очагов отмирания и разрастанию старых.

К концу 3-го года жизни растений в результате отмирания тканей стебля вегетативной части главного побега, побегов 2-го порядка, а также системы главного корня происходит партикуляция. В течение 4-го и 5-го лет жизни партикулы отмирают. Продолжительность жизни таких растений ограничивается 5 годами.

У растений с длинным виргинильным периодом (зацветающих на 2-й год) репродуктивная часть главного побега и моноциклические побеги 2-го порядка отмирают, естественно, на 2-й год, по окончании плодоношения. В дальнейшем процесс отмирания идет по той же схеме, что и у вышеописанных растений с коротким виргинильным периодом, но сдвигается на 1—2 года и продолжительность их жизни увеличивается до 6—8 лет.

Вырождение насаждения *Chelidonium majus* происходит на 3—4-й год жизни и является следствием полиморфности растений по продолжительности жизненного цикла. Для получения популяций, выровненных по этому признаку, необходимо проведение селекционной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Балабас Г. М., Р. А. Буйко, А. Е. Гращенко. (1965). Интродукция лекарственных, ароматических и технических растений. Тр. БИН АН СССР, 249. — Бланк П. Б. (1862). Чистяк желтомолочный (*Ch. majus*). Дикорастущие красильные формы. Акклиматизация, 3, 8, — Боссе Г. Г. (1941). Чистотел. Наука и жизнь, 1. — Государственная фармакопея СССР. (1961). — Игнатьева И. П. (1963). Морфогенез вегетативных органов некоторых декоративных травянистых поликарпиков и причины их «вырождения». Дисс. ТСХА, М. — Игнатьева И. П. (1964). Морфогенез водосбора обыкновенного. Бот. ж., 49, 3. — Игнатьева И. П. (1965а). О жизненном цикле стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков. Бот. ж., 50, 7. — Игнатьева И. П. (1965б). Образование побегов и вторичное цветение у стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков. Бот. ж., 50, 1. — Ильинская В. Б. (1941). Чистотел и его распространение в Савальской даче. Тр. лесостепн. экспед., 1. — Ильинский А. П. (1941). Географическое распространение чистотела. Тр. лесостепн. экспед., 1. — Леньков П. В. (1925). Семена и всходы сорных растений. — Люкшенкова Е. Я. (1955). Диагностические признаки травы чистотела. Аптечн. дело, 4, 2. — Люкшенкова Е. Я. (1957). Фармакогностическое изучение *Chelidonium majus* L. Сб. науч. работ МФИ, 1. — Мальцев А. И. (1932). Чистотел и его применение в металлообрабатывающей промышленности. Соц. растениеводство, 4. — (Мальцев А. И.) Malzev A. I. (1953). *Chelidonium majus* and its utilization in metalindustry. Materiae vegetabiles, 7, 3. — Растения ботанического сада, (1954), 2. — Симм Х. А. (1953). Фармакологическое исследование чистотела *Chelidonium majus*. Изв. АН ЭССР, 3. — Трегубенко М. Я. и Ф. К. Рак. (1949). К вопросу о сокращении корня люцерны. Докл. ВАСХНИЛ, 2. — Флора СССР. (1937). 7. — Хржановский В. Г. (1969). Основы ботаники. — Энциклопедический словарь лекарственных эфиромасличных и ядовитых растений. (1951). — Boshart K. (1953). Anbauversuche mit dem Shöllkraut *Chelidonium majus*. Materiae vegetabiles, 1, 3. — Morley C. W., L. Morley. (1958). The research and pharmacology of *Chelidonium majus*. Herb. Practioner, 6, 4. — Prain D. (1895). Revision of the genus *Chelidonium*. Bull. Herb. Boiss., 3.

Московская
сельскохозяйственная Академия
им. К. А. Тимирязева.

Получено 7 VI 1972.

УДК 581.14 : 581.481 : 575.12 [633.14+633.16→

В. П. Банникова и О. А. Хведынич

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ ЯЧМЕНЯ С РОЖЬЮ

V. P. BANNIKOVA AND O. A. KHVEDYNICH. DEVELOPMENT OF EMBRYO AS A RESULT OF HYBRIDIZATION OF BARLEY AND RYE

Исследовали зародыши, полученные от опыления ячменя сорта Montcalm пыльцой яровой ржи сорта Ленинградская. Эти зародыши развивались медленнее, чем зародыши ячменя, и отличались от них по характеру расположения клеток и заложения клеточных перегородок. Во всех зародышах, полученных от скрещивания ячменя с рожью, происходили атипические митозы, впервые наблюдаемые у зародышей растений. Количество атипических митозов на первых этапах развития гибридных зародышей возрастало и число клеток с микроядрами увеличивалось от 40 до 82%, а позже, с прекращением клеточных делений, снижалось до 30%. Митозы протекали и в тех клетках, где имелись микроядра. Жизнеспособные зерновки не были получены. Возможная причина наблюдаемых аномалий — несовместимость геномов в процессе репликации хромосом.

Семена многих межвидовых гибридов формируются относительно нормально лишь на ранних стадиях развития (Худяк и Банникова, 1968). Позднее наблюдаются различного рода отклонения: в зародыше подавляются органообразовательные процессы (Kichara a. Nishiyama, 1932; Поддубная-Арнольди, 1939; Ивановская, 1958, 1959; Банникова, 1963; Худяк, 1963); в эндосперме нарушается деление ядер (Katayama, 1933; Brink a. Cooper, 1947; Банникова, 1963, и др.). Согласно литературным данным, в зародышах никаких аномалий в митозах не обнаруживается (Kichara a. Nishiyama, 1932; Thompson a. Johnston, 1945).

В немногих исследованиях отмечено заметное отставание в развитии гибридных зародышей по сравнению с негибридными, а также их ранняя гибель (Kostoff, 1930; Поддубная-Арнольди, 1939; Brink a. Cooper, 1947). Однако подробного анализа ранних стадий эмбриогенеза не было. Между тем известно, что при первых делениях зиготы закладываются основы будущего развития. Из этого очевидна важность исследования ранних этапов эмбриогенеза в норме и особенно при отдаленной гибридизации.

Цель данной работы — сравнительное изучение зародышей ячменя и зародышей, полученных от скрещивания ячменя с рожью, для выяснения возможных причин ранней гибели последних.

Материал и методика

Кастрированные цветки шестирядного ячменя *Hordeum vulgare* L. сорта Montcalm опыляли свежесобранной пыльцой этого сорта (контроль) и пыльцой яровой ржи *Secale cereale* L. сорта Ленинградская. Темпоральные фиксации материала проводились в смеси Карнуа и хром-ацетоформолом, по С. Г. Навашину. Препараты изготовлялись по общепринятой цитологической методике (М. С. Навашин, 1936). Срезы толщиной 15—18 мкм окрашивались гематоксилином, по Гайденгайну, а также проводилась реакция Фёльгена.

Результаты исследования

Развитие зародыша ячменя. Первое деление зиготы у исследуемого сорта ячменя наблюдалось через 18—20 часов после опыления. Через сутки формировался двуклеточный зародыш. В дальнейшем увеличение числа его клеток происходило быстро, так как длительность интерфаз была небольшой. Ядра зародышей оставались в интерфазе хорошо структурированными. Двухсуточные зародыши приобретали грушевидную форму. Через трое суток после опыления число клеток в зародышах значительно увеличивалось, но они еще не дифференцировались. Пятишестисуточные зародыши начинали дифференцироваться, закладывалась точка роста стебля, образовывался щиток, развивались колеоптиле и эмбриональные корешки, окруженные колеоризой.

Развитие гибридных зародышей. Гибридные зародыши начинали развиваться в 70% опыленных завязей. Они отличались от негибридных

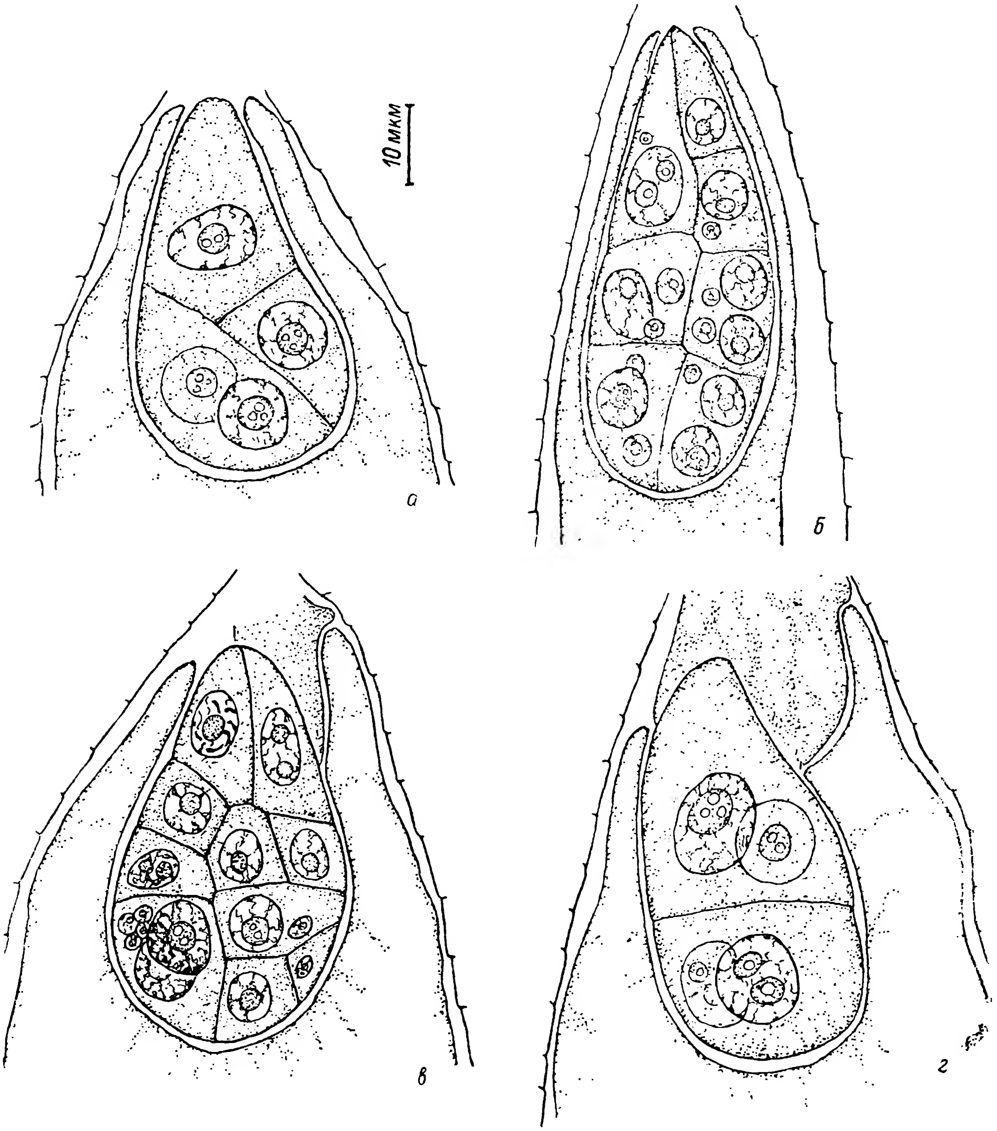


Рис. 1. Зародыши, полученные от гибридизации ячменя с рожью.
а — через одни сутки; *б*, *в*, *г* — через трое суток после опыления.

по темпам развития, характеру расположения клеточных перегородок, а также аномальными митозами.

Первое деление гибридной зиготы происходило обычно позже, редко одновременно или раньше, чем в контроле; в дальнейшем гибридные зародыши по темпам развития, как правило, заметно отставали от негибридных. Двухсуточные зародыши были четырех-пятиклеточные, редко восьмиклеточные. Через трое суток большинство зародышей состояло из семи—девяти клеток. Зародыши ячменя в это время были многоклеточными. Очень редко на ранних этапах развития гибридные зародыши были лучше развиты, чем негибридные, или имели такое же число клеток. Но и в этих случаях гибридные зародыши по величине клеток уступали негибридным. Шестисуточные гибридные зародыши становились многоклеточными, но не начинали дифференцироваться. Через восемь суток число клеток в гибридных зародышах увеличивалось, но они оставались недифференцированными и начинали дегенерировать. Зародыши исходных форм в это время были хорошо дифференцированы.

Характер расположения клеток в некоторых гибридных зародышах был иным, чем в контроле. Благодаря этому они становились узкими и длинными (рис. 1, *б*). Нередко наблюдались отклонения в формировании клеточных перегородок: заложение косых перегородок при первом и последующих делениях зиготы (рис. 1, *а*), образование в базальной клетке перегородки, параллельной продольной оси зародыша (рис. 1, *б*, *в*) вместо перпендикулярной, как в контроле; отсутствие клеточных перегородок и возникновение двуядерных клеток (рис. 1, *г*).

Отличительная особенность всех гибридных зародышей по сравнению с негибридными — нарушения в митозах, которые проявлялись при первом и последующих делениях зиготы. Ядро зиготы вступало в профазу, но деление заканчивалось не всегда, так как веретено в этих случаях не формировалось (рис. 2, *а* — см. вклейку). Если первое деление зиготы протекало относительно нормально, то при последующих митозах наблюдались отстающие хромосомы или выбросы фрагментов хромосом (рис. 2, *б*, *в*). Вследствие таких нарушений наряду с крупными ядрами возникало большое количество микроядер, которые варьировали по величине (0.8—2.4 мкм). Количество мелких микроядер (около 0.8 мкм) заметно превышало число крупных (до 2.4 мкм). По своей структуре микроядра были неоднородны. Мелкие микроядра представляли плотные хроматиновые образования, в более крупных хроматин располагался около оболочек, тогда как центральная часть была прозрачной (рис. 2, *в*). Деления микроядер наблюдать не удалось. В клетках, уже имеющих микроядра, происходили митозы основных ядер (рис. 2, *в*, *г*). Это свидетельствует о том, что потеря части хромосомного материала не сразу приводила ядро к гибели, и оно продолжало функционировать. Наибольшее число митозов отмечено в пяти-шестисуточных гибридных зародышах, ядра восьмисуточных зародышей не делились. В отдельных клетках зародышей насчитывалось от одного до трех микроядер (рис. 2, *в*, *д*).

Число клеток с микроядрами в гибридных зародышах ячменя разного возраста

Возраст зародыша (в сутках)	Число клеток с микроядрами (в %)		
	1 микроядро	2 микроядра	3 микроядра
3	28	8	4
6	70	10	2
8	27	3	0

Встречаемость микроядер в процессе развития гибридной зерновки определялась подсчетом их в клетках трех-, шести- и восьмисуточных зародышей (см. таблицу).

Как видно из таблицы, в любом возрасте зародыша наибольшее число клеток содержало по одному микроядру, наименьшее — по три. В восьмисуточных зародышах клетки с тремя микроядрами не были обнаружены. От трехсуточных зародышей к шестисуточным количество микроядер значительно увеличивалось. Наибольшее число клеток с микроядрами наблюдалось в шестисуточных зародышах (рис. 2, *е*). В этот же период частота митозов была наивысшей. При этом среднее число микроядер на клетку было наиболее высоким также у шестисуточных зародышей (0.8 микроядер), наиболее низким — у восьмисуточных (0.3 микроядра). Резкое снижение количества микроядер в восьмисуточных зародышах свидетельствует о том, что в период между шестью и восемью сутками образования новых микроядер, по-видимому, не происходило, а образовавшиеся микроядра дегенерировали. В восьмисуточных зародышах деления клеток не наблюдалось, клетки сильно вакуолизировались и начинали дегенерировать.

Заключение

Образование многочисленных клеток с микроядрами и неправильное заложение клеточных перегородок — наиболее характерные особенности зародышей, получаемых при скрещивании ячменя с рожью.

Заложение клеточных перегородок в необычном для нормального зародыша направлении отмечалось в базальной и апикальной клетках. При формировании удлиненных зародышей (рис. 1, *б*) в базальной клетке перегородка, вероятно, закладывается не перпендикулярно продольной оси зародыша, а параллельно ей. В результате образовался зародыш с четырьмя попарно расположенными друг над другом клетками (рис. 3). Следующие перегородки закладывались параллельно первой перегородке в зиготе; таким образом, зародыш состоял из двух рядов клеток. Аномальному направлению вышеописанных перегородок должна предшествовать измененная ориентация плоскости деления и, как следствие этого, необычное расположение ядер. Соответствующие картины были обнаружены. В базальной клетке двухклеточного зародыша ядра располагались не друг над другом, а рядом (рис. 1, *г*). Заложение перегородки в этом случае могло произойти лишь параллельно длинной оси зародыша. Образование косых перегородок в зародышах также связано с изменением ориентации плоскости веретена деления. Аналогичный способ формирования клеточных перегородок описан Т. Б. Батыгиной (1968) для нормального эмбриогенеза пшениц. При развитии зародыша ячменя подобных картин не наблюдалось. Исходя из этого, можно предположить, что изменение плоскости деления как в этом, так и в других случаях обусловлено гибридной природой зародышей.

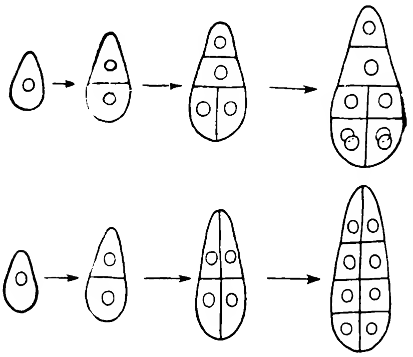


Рис. 3. Схема развития зародышей.

Верхний ряд — зародыши ячменя; *нижний ряд* — гибридные зародыши (ячмень × рожь).

Аномальные митозы и возникновение микроядер широко распространены в гибридном эндосперме (Kichara a. Nishiyama, 1932; Boyes a. Thompson, 1937; Brink a. Cooper, 1947; Худяк, 1963, 1970, и др.). Аналогичные данные для гибридных зародышей растений не были известны. В наших исследованиях при формировании гибридных зерновок ячменя в эндосперме и зародыше были обнаружены сходные нарушения митоза, которые выражались в образовании микроядер или нерасхождении хромосом. В эндосперме нарушения проявлялись раньше и происходили чаще, чем в зародыше. Последнее связано со своеобразием развития ткани эндосперма и активной деятельностью его на ранних этапах развития семени. Причины наблюдаемых аномалий являются общими; в основе их лежит, вероятно, несовместимость геномов в процессе репликации хромосом и, возможно, нарушение ядерно-плазменных отношений. Следует отметить, что в ранее проведенных исследованиях (Cooper a. Brink, 1944; Brink a. Cooper, 1944; Thompson a. Johnston, 1945) при гибридизации *Hordeum jubatum* и *H. vulgare* с *Secale cereale* нарушений в митозах при развитии зародыша не наблюдали.

Нарушения клеточных делений в гибридных зародышах широко распространены при отдаленной гибридизации иглокожих, рыб, амфибий и насекомых (Соколов, 1959). Атипические митозы связаны с нерасхождением и элиминацией отдельных хромосом или всего набора одного из геномов. Ряд авторов считает, что элиминируются и не расходятся хромосомы отцовского набора (Baltzer, 1910; Tchou-Su, 1931, и др.). Согласно Н. Н. Соколову (1959), атипическому митозу подвергаются не отцовские хромосомы как таковые, а хромосомы определенных видов, не способные нормально делиться в чужой плазме.

В наших опытах количество нарушений в онтогенезе гибридных зародышей возрастало. Число клеток с микроядрами увеличивалось. Митозы протекали и в тех клетках, где имелись микроядра. Лишь в единичных зиготах (0.01%) наблюдались атипические митозы при первом делении. Поскольку сами микроядра не делились, их количество в зародыше увеличивалось за счет новообразования микроядер. С прекращением митозов число микроядер в зародыше уменьшалось, в дальнейшем они дегенерировали.

Анализируя полученные данные, пока трудно сказать, у какого из скрещиваемых видов утрачивались хромосомы. Можно предположить, что «выбрасывались» хромосомы ржи под воздействием цитоплазмы ячменя. Возможно также, что геномы ячменя и ржи различались по ритмам клеточного цикла; в связи с этим хромосомы ржи, не заканчивая репликации, при делении разрывались и выбрасывались за пределы митотического аппарата. Получить окончательный ответ можно будет, поставив опыты с мечеными предшественниками дезоксирибонуклеиновой кислоты.

Таким образом, в развитии гибридных зародышей ячменя наблюдались различного рода аномалии, начиная с самых ранних стадий развития; жизнеспособные зерновки не формировались. Впервые обнаружены атипические митозы в гибридных зародышах растений, которые являются ярким выражением несовместимости геномов скрещиваемых форм.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П. (1963). Цитоэмбриология отдаленных гибридов. Эмбриогенез при скрещивании твердой пшеницы и ржи. Укр. бот. ж., 20, 1. — Батыгина Т. Б. (1968). Эмбриогенез в роде *Triticum* (в связи с проблемой отдаленной гибридизации у злаков). Бот. ж., 53, 4. — Ивановская Е. В. (1958). Строение пшенично-элимусных зародышей. В сб.: Отдаленная гибридизация растений в семействе злаковых. — Ивановская Е. В. (1959). Строение эндосперма зерновок, полученных от опыления пшениц (*Triticum durum* и *T. vulgare*) элимусами (*Elymus arenarius* и *E. giganteus*). Бот. ж., 44, 1. — Навашин М. С. (1936). Методика цитологического исследования для сельскохозяйственных целей. — Поддубная-Арнольди В. А. (1939). О скрещивании между видами *Triticum* и *Elymus*. ДАН СССР, 24, 4. — Соколов Н. Н. (1959). Взаимодействие ядра и цитоплазмы при отдаленной гибридизации животных. — Худяк М. И. (1963). Эндосперм покрытосеменных растений. — Худяк М. И. (1970). Особенности процесса плодообразования при отдаленной гибридизации диплоидов с автополиплоидами. В сб.: Отдаленная гибридизация растений. — Худяк М. И. и В. П. Банникова. (1968). Цитоэмбриологические основы явления несовместимости растений. Цитология и генетика, 2, 2. — Baltzer F. (1910). Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwickelung und vererbungsrichtung bei Echinodermen-Bastarden. Arch. Zellforsch., 5. — Boyes J. W. a. W. P. Thompson. (1937). The development of the endosperm and embryo in reciprocal interspecific crosses in cereals. J. Genet., 34, 5. — Brink R. A. a. D. C. Coper. (1944). The antipodals in relation to abnormal endosperm behaviour in *Hordeum jubatum*× *Secale cereale* hybrids seeds. Genetics, 29, 4.—Brink R. A. a. D. C. Cooper. (1947). The endosperm in seed development. Bot. Rev., 13. 8—9 — Cooper D. C. a. R. A. Brink- (1944). Collapse of the seed following the mating of *Hordeum jubatum j Secale cereale*. Genetics, 29, 4. — Katayama V. (1933). Crossing experiments in certain cereals with special reference to different compatibility between the reciprocal crosses. Memoirs college agriculture. Kyoto imperial university 27, Cen. ser. 2. — Kichara H. a. J. Nishiyama. (1932). Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena*, with special reference to tetraploid hybrids between hexoploid and diploid species. Jap. J. Bot., 6, 2. — Kostoff D. (1930). Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids. Genetica, 12. — Tchou-Su. (1931). Etude cytologique sur l'hybridation chez les Anoures. Arch. anat. microscop., 27. — Thompson W. P. a. D. Johnston. (1945). The cause of incompatibility between barley and rye. Canad. J. Res., ser. C. 23, 1.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
г. Киев.

Получено 21 VIII 1972.

УДК 581.4 + 581.8:581.44:582.662

Е. В. Вознесенская и А. П. Стешенко

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГОВ САКСАУЛА

E. V. VOZNESENSKAYA AND A. P. STESHENKO. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF SHOOTS OF SAXAUL

Исследования роста и развития побегов двух видов саксаула — *Haloxylon persicum* Bunge и *H. ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge — позволили выделить 2 типа побегов: вегетативные и генеративные. Вегетативные побеги в свою очередь разделяются на 3 подтипа — сильные ростовые, слабые ростовые и ассимиляционные, а генеративные — на специализированные и неспециализированные. Специализированные побеги характерны для *H. persicum*; у них почти полностью отсутствует «аномальное» утолщение стебля. Неспециализированные побеги свойственны *H. ammodendron*, у них может происходить слабое «аномальное» утолщение и заложение пробки. Все генеративные побеги осенью, после сбрасывания плодов, опадают.

Сильные ростовые побеги характеризуются интенсивным ростом в ортотропном направлении. При утолщении стебля к осени образуется 4—7 кругов пучков и широкий слой пробки.

Слабые ростовые побеги к осени образуют 2 полных круга проводящих пучков и широкий слой пробки. В отличие от других типов побегов, у них на следующий год почти из всех почек образуются генеративные побеги.

У ассимиляционных побегов может сформироваться второй круг камбия, образующий второй круг пучков, и узкий слой пробки. Часть однолетних побегов опадает в период летней засухи, остальные — осенью.

В пустыне Каракумы произрастают 2 вида саксаула — белый или песчаный *Haloxylon persicum* Bunge и черный или солончаковый *H. ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge.

Наши исследования в основном проводились на побегах белого саксаула. Изучение роста побегов черного саксаула очень затруднено обильным их ветвлением, вызванным частым повреждением верхушек побегов тлей и другими вредителями.

Оба вида саксаула имеют прутьевидные членистые побеги. Саксаулы являются представителями афильных растений пустыни. Их супротивные листья редуцированы — у белого саксаула до небольших (2—3 мм) чешуек, а у черного — до небольших валиков в узлах побега. Фотосинтезирующую функцию выполняет кора стеблей однолетних побегов.

Всестороннее изучение этого своеобразного по внешнему виду, анатомическому строению и физиологии растения представляет не только научный интерес, но имеет и хозяйственное значение. Саксаул широко используется как кормовое растение, закрепитель песков, в качестве высококачественного топлива и как сырье для получения поташа (Ильин, 1936; Леонтьев, 1954; Коровин, 1961; Кинзикаева, 1968).

Мы поставили задачу изучить морфологию и анатомию разных типов побегов саксаула.

Морфологические особенности побегов изучаются с 1965 г. (Стешенко, 1968, 1971). Материал для анатомических исследований был собран в 1970 г. в пустыне Каракумы на территории Репетекского песчано-пустынного заповедника. Фиксация проводилась в 70% спирте через каждые 10 дней в течение мая—июня и в сентябре. Наблюдения за ростом побегов велись в этот же период. Для изучения анатомического строения побегов и формирования почек при помощи бритвы от руки делались продольные и поперечные срезы. Через каждые 5 дней измерялись заэтикитированные побеги и подсчитывалось число видимых невооруженным глазом члеников. Для наблюдений за интеркалярным ростом члеников на побеге делались отметки тушью через каждые 2 мм; это позволяло определить зону их роста.

Исследователи растительности аридных областей давно указывали на дифференциацию побегов у многих пустынных растений. На различную функцию, выполняемую разными побегами *Haloxylon*, было также обращено внимание. Так, среди вегетативных побегов выделялись однолетние и многолетние (Paulsen, 1912). Многолетние зимующие побеги называли побегами возобновления (Радкевич и Василевская, 1933) или ростовыми (Арциховский и Осипов, 1934; Никитин, 1966; Ротов, 1969). Однолетние побеги выполняют функцию листьев и опадают к концу сезона, поэтому они получили название ассимиляционных веточек (Арциховский и Осипов, 1934; Суслова, 1935, и др.).

Р. А. Ротов (1969) выделяет у саксаула побеги двух типов: ассимиляционные и ростовые. Ассимиляционные побеги могут быть вегетативными либо генеративными.

Исследования, проведенные морфологическим и анатомическим методами, привели к выводу, что все побеги саксаула разделяются на 2 типа — вегетативные и генеративные, а вегетативные в свою очередь подразделяются на 3 основных подтипа: сильные ростовые, слабые ростовые и ассимиляционные.

Для характеристики «аномального» способа вторичного утолщения стебля, свойственного некоторым представителям сем. *Chenopodiaceae*, рассмотрим сильные ростовые побеги или побеги возобновления. Эти побеги интенсивно растут и уже к концу мая резко выделяются среди побегов других типов своей длиной, толщиной и ортотропным направлением. В хороших условиях сильные ростовые побеги обычно не ветвятся. По сравнению с побегами других типов у них дольше сохраняется верхушечный рост, который иногда продолжается до глубокой осени (Арциховский, 1928; Суслова, 1935; Бочанцева, 1954) и часто прекращается только с первыми заморозками.

По данным М. Сусловой (1935), у этих побегов саксаула хорошо выражены периоды интенсивного роста (в мае—июне и в августе—сентябре) и периоды замирания роста (в самое жаркое время в июле—августе, а также осенью в конце октября—ноябре). Наши наблюдения показали, что периоды летнего спада интенсивности роста, вплоть до полной его остановки, часто приурочены не к определенным месяцам, а связаны с наступлением высоких температур. Так, в 1970 г. в мае температура воздуха поднялась до 42—43° и продержалась на этом уровне несколько дней. Именно в это время мы наблюдали сильное замедление роста побегов. После спада температуры рост побегов снова усилился.

Приостановку роста в самое жаркое время года указанные авторы связывали с резко выраженным водным дефицитом растений. Однако, по данным Н. И. Бобровской (1969), водный режим пустынных растений в условиях Репетека достаточно благоприятен. Длительно вегетирующие виды, значительная часть жизни которых приурочена к периоду летней засухи, большого водного дефицита, как правило, не испытывают. Максимальный недостаток насыщения в ассимилирующих побегах черного саксаула отмечается в середине мая—июне. Но и в это время он не превышает 15—17%, тогда как критическая граница обезвоживания у саксаула составляет около 53%. Поэтому причина опада побегов в жаркое время все еще не ясна.

Сильные ростовые побеги особенно многочисленны в благоприятные годы с достаточным количеством осадков. Располагаются они обычно в верхней и средней частях сильных ростовых побегов, образовавшихся в предыдущем году. Если побег повреждается скотом или грызунами, то на оставшейся его части почти все почки дают ростовые побеги, отличающиеся интенсивным ростом. Типичные побеги возобновления могут развиваться также из спящих почек в средней или нижней части кроны. Но это бывает лишь при достаточной освещенности соответствующего участка ствола и только во влажный год. Так, в 1969 году, довольно прохладном и влажном, на стволах образовалось много сильных ростовых побегов из спящих почек. Напротив, 1970 год был очень засушливым, и мы не наблюдали развития сильных ростовых побегов из спящих почек, а если из отдельных почек и развивались побеги, то они были слабыми и быстро опадали. На старых, 20—30-летних особях саксаула спящие почки часто пробуждаются в нижней части скелетных ветвей. В таких случаях развивающиеся из спящих почек сильные ростовые побеги могут способствовать омоложению некоторых скелетных осей, несущих почти сплошь генеративные побеги. Особенно это характерно для черного саксаула.

Анатомическое строение сильных ростовых побегов сильно отличается от типичного строения побегов двудольных. «Аномальный» вторичный рост саксаула был подробно изучен В. М. Арциховским (1928). Мы остановимся лишь на основных выводах его работы, которые подтвердились нашими исследованиями.

Первичное строение центрального цилиндра у маревых соответствует общему плану его строения у двудольных растений. У саксаула централь-

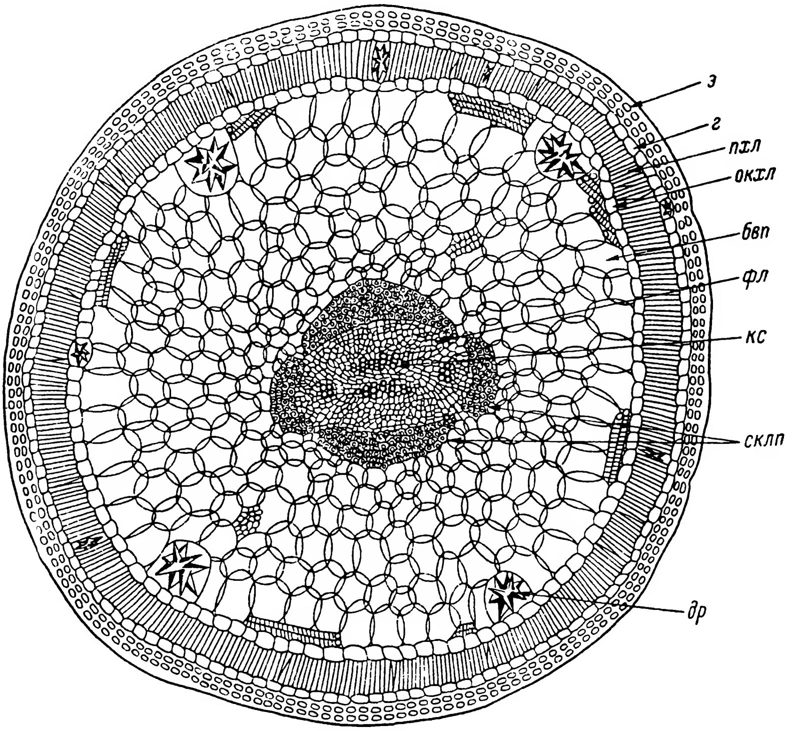


Рис. 1. Поперечный срез через молодой побег *Haloxylon persicum*.

э — эпидерма; *г* — гиподерма; *пхл* — палисадная хлоренхима; *окхл* — округлые клетки хлоренхимы; *бвп* — бесцветная водозапасающая паренхима; *склп* — склеренхимные пучки; *фл* — флоэма; *кс* — ксилема проводящих пучков; *др* — друзы оксалата кальция.

ный цилиндр сложен 4—6 пучками, 2 из которых являются листовыми следами, а остальные — синтетические (рис. 1). Сердцевина очень мала, на поперечном срезе она часто состоит всего лишь из нескольких клеток, иногда с кристаллами. Небольшое число сердцевинных клеток объясняется малыми размерами конуса нарастания (Василевская, 1955). Пучки разделены лучами из паренхимных клеток. Эти первичные пучки быстро заканчивают рост; камбий производит небольшое число рядов флоэмы и ксилемы и затем замирает. В дальнейшем утолщении стебля этот камбий участия не принимает. Над флоэмой, не соприкасаясь с ней, лежат группы склеренхимных волокон, которые иногда могут образовать кольцо вокруг центрального цилиндра. Между флоэмой и склеренхимой располагаются один или несколько слоев клеток, сохраняющих меристематический характер, которые в дальнейшем играют важную роль в процессе утолщения ствола. В отличие от В. М. Арциховского, указывающего на наличие двух зон перицикла — склеренхимной и меристематической, — мы предпочитаем не употреблять термин перицикл, так как тщательных исследований формирования тканей у саксаула не проводилось.

Над склеренхимными пучками расположена первичная кора, имеющая следующее строение: непосредственно над склеренхимой располагаются 6—7 рядов клеток бесцветной водозапасающей ткани с многочисленными кристаллами; затем идут 2 ряда клеток хлоренхимы; внутренний ряд состоит из округлых клеток, а наружный — из узких клеток палисадной паренхимы. Над хлоренхимой находится гиподерма и эпидерма с устьицами. У белого саксаула эпидерма двухслойная, у черного — однослойная.

Интересной особенностью проводящего аппарата однолетних побегов афильных растений является наличие дополнительных пучков, специально обслуживающих ассимиляционную ткань; под хлоренхимой имеются мелкие проводящие пучки, не обладающие вторичным ростом и сливающиеся с центральным цилиндром (Радкевич и Василевская, 1933).

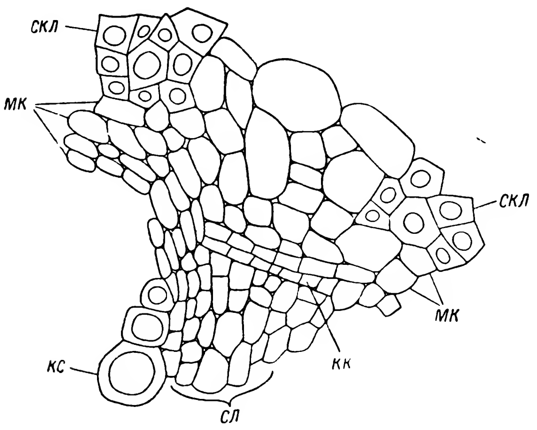


Рис. 2. Заложение экстрафасцикулярного камбия в клетках первичного сердцевинного луча в стебле *Haloxylon persicum*.

сл — сердцевинный луч; *кк* — камбиальные клетки; *кс* — ксилема пучка; *скл* — склеренхима; *мк* — меристематические клетки.

В дальнейшем во внутренних слоях меристематической зоны, примыкающих к флоэме, или в первичных сердцевинных лучах начинаются деления клеток и закладывается первый из экстрафасцикулярных (внепучковых) кругов камбия (рис. 2). В это время во внешних слоях меристемы тоже начинаются деления, здесь закладывается феллоген, который в дальнейшем производит пробку. Пробка отделяет всю первичную ассимиляционную кору со склеренхимой от центрального цилиндра; эти ткани засыхают и постепенно слущиваются.

Одновременно с образованием внепучкового камбия начинается одревеснение клеток лучей. Последний процесс хорошо заметен и поэтому может служить показателем начала аномального утолщения стебля. Деятельность внепучкового камбия начинается с отчленения им вовнутрь клеток соединительной, или промежуточной, ткани, у которых быстро утолщаются оболочки. В дальнейшем в результате деятельности камбия первые пучки оказываются целиком заключенными в толстостенную промежуточную ткань.

Помимо промежуточной ткани камбий через некоторое время образует новые пучки второго круга. Первые из них располагаются в промежутках между центральными пучками. Они также обладают ограниченным ростом и в конце концов тоже оказываются заключенными в толстостенную промежуточную ткань. Это происходит благодаря тому, что после формирования пучка кнаружи от флоэмы закладывается новый слой камбия, который охватывает пучок дугой и начинает в свою очередь отчленять элементы соединительной ткани. Одновременно у саксаула могут действовать 4—5 последовательно расположенных слоев камбия.

Как мы отмечали, сильные ростовые побеги дают типичную картину аномального утолщения стебля. Просмотренные нами однолетние побеги в 1970 г. к сентябрю образовали 3—4 круга пучков. Арциховский указывает, что в благоприятные годы в стеблях может образоваться до 7—8 кругов пучков.

Кроме интенсивного роста в толщину, для сильных ростовых побегов характерно длительное существование и функционирование интеркалярной меристемы в узлах члеников. С начала мая по сентябрь за счет деятельности интеркалярной меристемы наблюдалось увеличение длины членика в зоне узла на 0.5 см. Весь членик в результате этого достигает длины от 1 до 1.5—2 см.

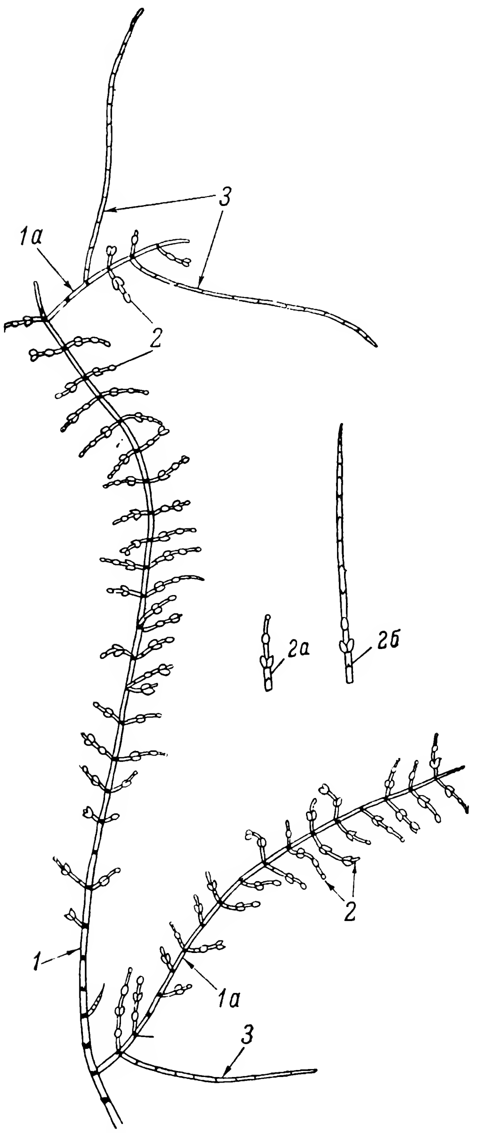


Рис. 3. Распределение генеративных побегов по длине слабого ростового побега *Haloxylon persicum*, образовавшегося в предыдущем году.

1 — главный побег; 1а — боковые побеги; 2 — генеративные побеги: 2а — специализированный, 2б — неспециализированный; 3 — ассимиляционные побеги.

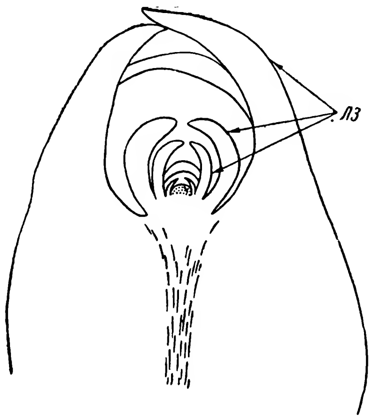


Рис. 4. Продольный срез через верхушку специализированного генеративного побега *Haloxylon persicum*.

лз — листовые зачатки.

Наибольший контраст с сильными ростовыми побегами представляют генеративные побеги. Обычно они развиваются на ветвях, образовавшихся в прошлом году, но З. П. Бочанцева (1944) указывает, что при повторном цветении саксаула осенью цветки располагаются на концах веточек, развившихся в текущем году. Нам это явление наблюдать не удалось, поэтому опишем типичный случай. Как правило, генеративные побеги образуются на слабых ростовых побегах, возникших в прошлом году (рис. 3). Реже они появляются на самой верхушке или в средней части сильных ростовых побегов, образовавшихся в прошлом году, иногда вперемежку с ассимиляционными или ростовыми побегами.

Генеративные побеги могут быть специализированными и неспециализированными. Первые заканчивают рост после образования 3—5, реже 7—8 узлов, в которых закладываются цветки. Вторые после развития узлов с цветками сохраняют верхушечный рост более или менее длительное время. Различия в развитии генеративных побегов особенно хорошо заметны при сравнении двух видов саксаулов. У белого саксаула генеративные побеги, как правило, специализированные. Весной из зимующих почек образуются побеги с 3—5 узлами, в каждом из которых закладываются цветки. После цветения верхушечный рост побегов обычно прекращается. У черного саксаула цветки также закладываются в 3—5 нижних узлах, но после цветения побег продолжает верхушечный рост, образуя членики с вегетативными почками в узлах (рис. 3). На эту особенность указывал также Е. П. Коровин (1961). Он отметил, что короткие генеративные веточки белого саксаула, в отличие от черного, «обладают законченным ростом» (стр. 325).

Продольные срезы через верхушку генеративного побега белого саксаула показали, что здесь одинаково часто наблюдаются как поврежденные верхушки, так и нормально сформированные верхушечные почки с 6—7 листовыми зачатками, которые по каким-то причинам прекратили свой рост (рис. 4).

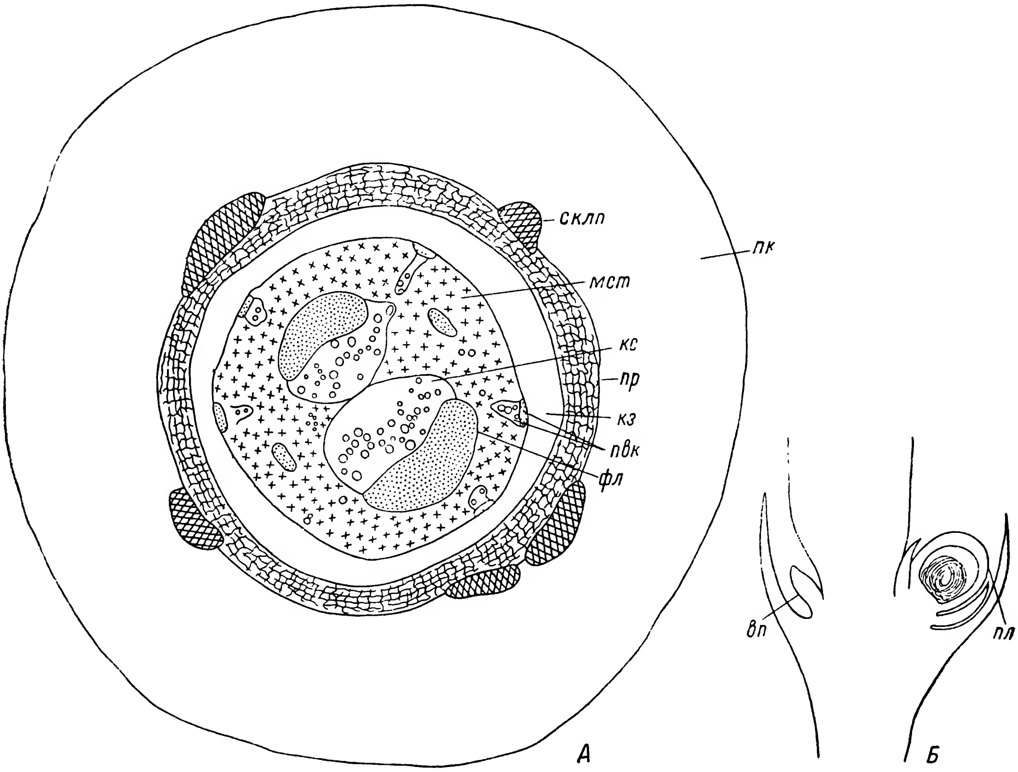


Рис. 5. Неспециализированный генеративный побег *Haloxylon persicum*.

А — срез через второе снизу междоузлие; *Б* — срез через второй снизу узел; *пл* — развивающийся плод; *вп* — вегетативная почка; *кс* — ксилема центрального пучка; *фл* — флоэма центрального пучка; *мст* — межпучковая соединительная ткань; *пвк* — пучок второго круга; *кз* — камбиальная зона; *пр* — пробка; *склп* — склеренхимные пучки; *пк* — первичная кора.

Были исследованы пазушные почки по длине генеративного побега. Оказалось, что в первом видимом невооруженным глазом узле, находящемся в основании побега, почки всегда остаются вегетативными. Генеративные почки развиваются в следующих 2—4 узлах.

У генеративных побегов наблюдается сильная редукция интеркалярного роста в узлах, поэтому длина их члеников обычно не превышает 0.5—0.7 см.

Р. А. Ротов (1959) указывает, что генеративные побеги сохраняют первичную структуру с центральными пучками до конца вегетации и не откладывают пробку. Мы изучили специализированные генеративные побеги белого саксаула в фазу начала образования плодов (15 IX). У побега с 7 узлами и плодами в 3 нижних узлах и побега с 6 узлами и плодами в 5 узлах наблюдалась одинаковая картина начала аномального роста в толщину: одревеснение клеток лучей, формирование кольца механической ткани и образование пробки. Заложение экстрафасцикулярного камбия в этом случае можно объяснить влиянием развивающихся зародышей семян (Леопольд, 1968). Таким образом, у специализированных генеративных побегов практически отсутствует утолщение стебля. И хотя у них может образоваться второй круг камбия, однако проводящих элементов он не откладывает и его деятельность быстро затухает. У этих побегов иногда наблюдается также образование феллогена.

У неспециализированных генеративных побегов черного и белого саксаулов аномальное утолщение и образование пробки протекают так же, как у ассимиляционных побегов.

Ассимиляционные побеги очень близки к неспециализированным генеративным, но у них отсутствуют генеративные почки в нижних узлах, а рост их несколько более интенсивный. В их расположении в кроне дерева нет четкой закономерности. Единичные ассимиляционные побеги образуются на слабых ростовых побегах среди генеративных (рис. 3) и на сильных ростовых побегах в их средней и нижней частях. Кроме того, при ветвлении сильных и слабых ростовых побегов мелкие ассимиляционные побеги развиваются как боковые.

Ассимиляционные побеги достигают различной длины, имеют различную продолжительность роста и способны ветвиться. Так, на средневозрастных кустах ассимиляционные побеги имели длину 10—20 см, а на молодых и очень старых не превышали 10 см. Некоторые из этих побегов сохраняют верхушечный рост вплоть до глубокой осени, а другие могут прекращать развитие и опадать в июне-июле. Вообще для ассимиляционных и генеративных побегов отмечается 2 периода наиболее интенсивного опада — летний и позднеосенний—зимний. Обычно летнее сбрасывание побегов приурочено к наиболее жаркому периоду и является менее интенсивным (Суслова, 1935; Тогызаев и Мирошниченко, 1969).

Сходство ассимиляционных и неспециализированных генеративных побегов подтверждается многими анатомическими признаками. Например, отмечались случаи, когда у генеративного побега цветок развивался в пазухе только одного из двух супротивных листьев. Продольные срезы через такой узел показали, что в пазухе одного листа находится цветок, а в пазухе супротивного — вегетативная почка, сходная по размерам с почками соответствующих узлов ассимиляционных побегов (рис. 5, *Б*). Это свидетельствует о том, что при наличии «цветоспелости» у побега по каким-то причинам могут не развиваться цветочные почки.

Указание на то, что ассимиляционные побеги сохраняют первичную структуру проводящего цилиндра и не покрываются пробкой (Ротов, 1969), неверно. Мы производили подсчет видимых невооруженным глазом члеников, а затем делали срезы через междоузлия побегов. Оказалось, что одревеснение клеток лучей начинается тогда, когда у побега можно насчитать 20—22 узла. Заложение пробки начинается в это же время, хотя часто этот процесс может остаться незамеченным, так как снаружи такой побег еще некоторое время остается зеленым. Так, к сентябрю на освещаемой солнцем стороне кроны побеги желтеют, ассимиляционные слои подсыхают и на срезах ясно виден слой пробки, на теневой же стороне кроны ассимиляционные побеги остаются зелеными; однако срезы показали, что и здесь пробка к этому времени уже заложена. У неспециализированных генеративных побегов также может происходить аномальное утолщение стебля и заложение пробки (рис. 5, *А*).

Слабые ростовые побеги преобладают у старых особей; они занимают промежуточное положение между сильными ростовыми и ассимиляционными побегами. Эти побеги могут возникать в любой части кроны, вперемежку как с генеративными и ассимиляционными, так и с ростовыми. Неопадающие боковые побеги сильных ростовых побегов функционируют в следующем году тоже как слабые ростовые. Весной и в начале лета слабые ростовые побеги сходны с сильными ростовыми и также имеют ортотропную ориентацию. Но позже (в июне—середине июля) они начинают отставать в росте (в длину и толщину) от сильных ростовых побегов, верхушки их постепенно опускаются вниз, и побеги, утрачивая ортотропную ориентацию, становятся похожими на ассимиляционные. Исследование слабых ростовых побегов затруднено тем, что их можно с уверенностью отличить от остальных лишь осенью, после опадания большей части ассимиляционных веточек.

Характерной чертой этих побегов является то, что на следующий год на них обычно образуются генеративные побеги, и лишь как исключение — несколько ассимиляционных (рис. 3). Если на слабом ростовом побеге все почки развиваются в генеративные побеги, то к осени такой побег обычно отмирает и опадает. Это объясняется тем, что у такого побега

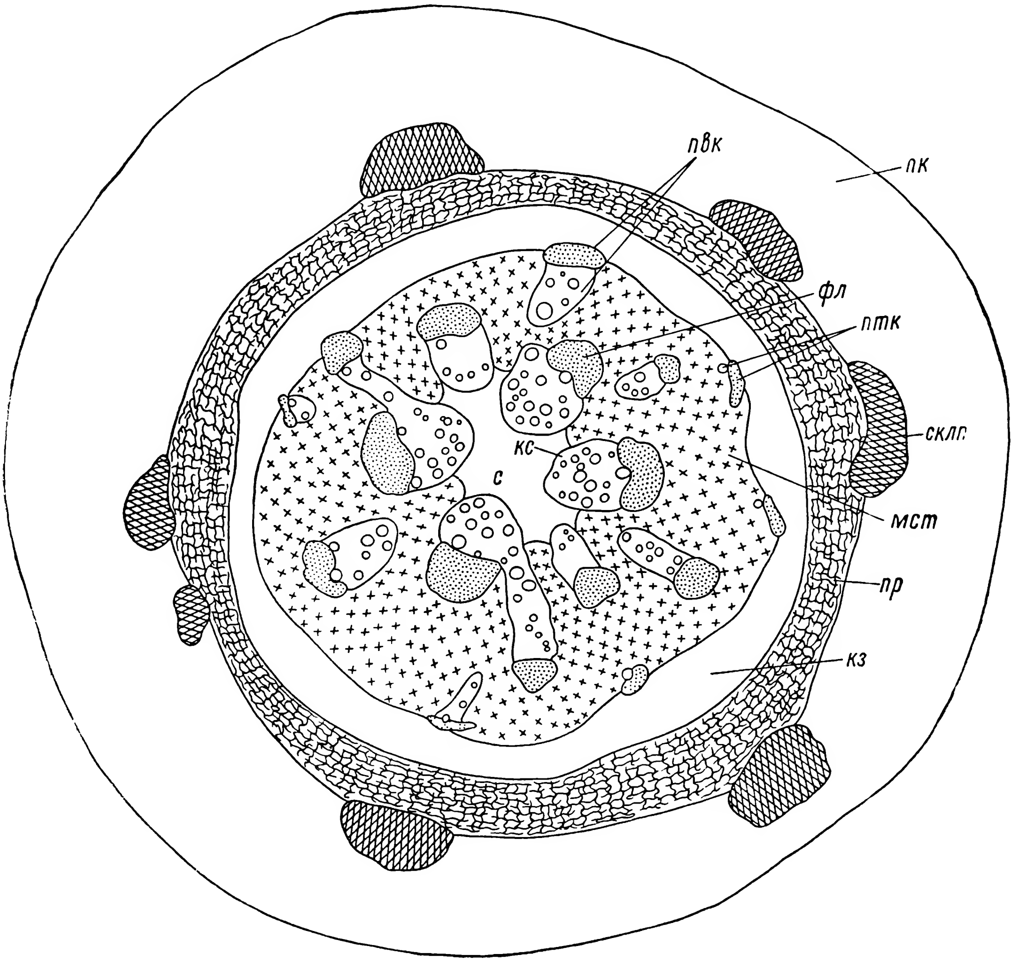


Рис. 6. Однолетний слабый ростовый побег *Haloxylon persicum*.

с — сердцевина; *кс* — ксилема; *фл* — флоэма; *мст* — межпучковая соединительная ткань; *пвк* — пучок второго круга; *птк* — пучок третьего круга; *кз* — камбиальная зона; *пр* — пробка; *склп* — склеренхимные пучки; *пк* — первичная кора.

(особенно если на нем образуются специализированные генеративные побеги, не имеющие вегетативных почек), отсутствуют жизнеспособные почки, которые могли бы поддержать его существование. Но нередко на слабых ростовых побегах белого саксаула среди ассимиляционных веточек могут развиваться новые слабые ростовые побеги. Благодаря этому такой побег остается живым еще 2—3 года.

У черного саксаула иногда можно насчитать до 6—8 порядков слабых ростовых побегов, особенно на старых особях.

Итак, слабые ростовые побеги по своей структуре занимают промежуточное положение между ассимиляционными и сильными ростовыми побегами, но в отличие от последних к осени они образуют меньше кругов проводящих пучков (рис. 6).

Если у сильных ростовых побегов к осени образуются 3—4 (7) кругов пучков, то у слабых ростовых только начинается формирование третьего круга.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховский В. М. (1928). Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XIX, 4. — Арциховский В. М., А. П. Осипов. (1934). Саксаул, определение его возраста. Сов. бот., 2. — Бобровская Н. И. (1969). Новые данные о величинах водного дефицита пустынных растений. Бот. ж., 54, 7. — Бочанцева З. П. (1944). Материалы по биологии черного саксаула *Haloxylon ammodendron* Bge. Бот. ж., 29, 1. — Василевская В. К. (1955). Особенности строения афильных ксерофитов (*H. aphyllum* (Minkw.) Iljin). Изв. АН ТуркмССР, 3. — Ильин М. М. (1936). Род *Haloxylon* Bge. Флора СССР, VI. — Кинзикаева Т. К. (1968). Род *Haloxylon* Bge. Флора ТаджССР, III. — Коровин Е. П. (1968). Растительность Средней Азии и Казахстана, кн. 1. — Леонтьев В. Л. (1954). Саксауловые леса пустыни Каракум.— Леопольд А. (1968). Рост и развитие растений. — Никитин С. А. (1966). Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. — Радкевич О. Н. и В. К. Василевская. (1933). Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Каракумы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. I, 1. — Ротов Р. А. (1959). Биолого-морфологические особенности древесно-кустарниковых жизненных форм растений песчаной пустыни Каракум. Вопр. биол. раст. — Ротов Р. А. (1969). Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений. — Стешенко А. П. (1968). Особенности нарастания и отмирания побегов у некоторых жизненных форм растений песчаной пустыни Каракумы. Тез. докл. Всесоюзн. научн. конф. по изучению и освоению территорий Ср. Азии и Казахстана. — Стешенко А. П. (1971). О приросте и отмирании побегов у некоторых растений песчаной пустыни Каракумы. Пробл. освоения пустынь, 3. — Суслова М. (1935). Рост побегов и опадание ассимилирующих органов деревьев и кустарников песчаной пустыни Каракум. Пробл. растениеводч. освоения пустынь, 4. — Тогызаев Р. К. и Ю. М. Мирошниченко. (1969). Опад побегов белого саксаула в юго-восточных Каракумах. Пробл. освоения пустынь, 5. — Paulsen O. (1912). The second danish pamir expedition.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 19 VII 1972.

УДК 577.471 [576.311.347+581.43]582.739

Т. В. Чиркова, Э. Э. Егги и С. Е. Дунаева

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ВРЕМЕННОГО АНАЭРОБИОЗА НА ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ И УЛЬТРАСТРУКТУРУ КОРНЕЙ ПРОРОСТКОВ ГОРОХА И ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ НИХ МИТОХОНДРИЙ

T. V. CHIRKOVA, E. E. EGGI AND S. E. DUNAEVA. THE EFFECT OF TEMPORARY ANAEROBIOTIC CONDITIONS ON FUNCTIONAL ACTIVITY AND ROOT ULTRASTRUCTURE OF PEA GERMS AND MITOCHONDRIA, ISOLATED FROM THEM

Установлено, что под влиянием условий анаэробиоза, различного по длительности (24, 48, 72 часа), происходит постепенное снижение интенсивности дыхания корней 5—6-дневных проростков гороха, а также выделенных из них митохондрий. Однако исследование воздействия 2.4 ДНФ и определение коэффициента Р/О показало, что после 24 и 48 часов аноксии сопряжение окисления и фосфорилирования сохраняется на довольно высоком уровне. Разрушения клеточных структур идут параллельно уменьшению физиологической активности органелл.

Исследование механизмов приспособления организмов к условиям существования — одна из важных задач современной биологии.

В естественных условиях корни многих растений временно или постоянно испытывают недостаток кислорода при паводках, затоплении, образовании ледяной корки на посевах озимых культур и т. д. Возможность длительного произрастания различных видов растений в таких местообитаниях связана с приобретением ими в процессе эволюции многообразных приспособлений, прежде всего анатомо-морфологических (система межклетников, поверхностная корневая система, воздушные корни и т. д.). Специфические изменения в строении тканей способствуют поступлению в корни через надземную часть растений необходимого для дыхания атмосферного кислорода, поэтому в данном случае они как бы «уходят» от анаэробиоза. Большинство же зеленых растений может переносить без неблагоприятных последствий лишь кратковременное пребывание в анаэробных условиях. Поскольку структурные приспособления у них отсутствуют, следует ожидать, что поступление атмосферного кислорода через листья не может полностью обеспечить нормальное функционирование корневой ткани. Все это делает понятным возникновение у растений, оказавшихся в условиях гипоксии, временных физиолого-биохимических изменений, проявляющихся в способности осуществлять дыхание при пониженном содержании кислорода.

Окислительный обмен в указанных условиях исследуется с точки зрения возможности изменений в соотношении гликолитического и пентозофосфатного путей дыхания, активности различных ферментных систем, катализирующих начальные или конечные этапы окисления, изучается также накопление промежуточных и конечных продуктов его и т. п.(Гринева, 1963; Fulton и др., 1964; Гринева, Андреева, Липасова, 1968; Grawford, Tyler, 1969; Чиркова, Разинькова, 1970; Чиркова, Петрова, 1971; McMonmon, Crawford, 1971; Овчаров, Ахмедов, 1972).

Исследования же энергетической эффективности дыхания растений в анаэробных условиях, особенно на субклеточном уровне, весьма немногочисленны и выполнены только на одном объекте — проростках кукурузы (Гринева, Андреева, Липасова, 1968; Самуилов и др., 1970; Гринева, Фролова, 1972). Поэтому продолжение работы в указанном направлении с использованием различных методов и более широкого набора растений представляется необходимым.

В настоящем сообщении приведены результаты определения интенсивности дыхания корней проростков гороха, сопряженности его с фосфорилированием, а также сделана попытка установить зависимость активности митохондрий от условий предшествующей аэрации корня. Кроме того, параллельно регистрировались изменения в ультраструктуре этих органелл после пребывания растений в условиях различного по длительности анаэробиоза.

Материал и методика

В качестве объекта исследования использовали корни гороха *Pisum sativum* L. сорта Кубанец в возрасте 5—6 дней. Проростки заключали в герметические стеклянные камеры, выстланные изнутри влажной фильтровальной бумагой, для поглощения CO_2 в них помещали сосуды с 20% раствором KOH. Дезоксигенацию камер проводили путем вытеснения из них воздуха газообразным азотом, что обеспечивало условия полного анаэробиоза. Контрольные растения находились в таких же сосудах, но открытых для доступа воздуха.

Растения выдерживали в камерах без кислорода в течение различного времени: 24, 48 и 72 часа. После соответствующей экспозиции определяли вес корней, прирост их в длину, дыхание по поглощению кислорода в аппарате Варбурга, а также окислительную и фосфорилирующую активность выделенных из корней митохондрий. Для того чтобы выявить, сопряжено ли у корней дыхание с фосфорилированием, использовали $1 \cdot 10^{-5}$ М—$4 \cdot 10^{-5}$ М динитрофенол (ДНФ).

О жизнедеятельности клеток корней, подвергшихся воздействию аноксии, судили по способности точек роста плазмолизироваться 1 М раствором сахарозы.

Окислительную и фосфорилирующую активность митохондрий устанавливали по общепринятой методике (Семихатова, Бушуева, 1963) в модификации О. А. Семихатовой и Т. И. Ивановой (1972).

Среда выделения митохондрий состояла из 0.4 М сахарозы, 0.005 М ЭДТА, 0.006 М $MgSO_4$, 0.006 М фосфатного буфера, 1.5% альбумина, 0.004 М цистеина; рН 7.4. Среда промывания: 0.4 М сахароза, 0.006 М $MgSO_4$, 0.01 М трис-HCl буфер; рН 7.2.

Компоненты инкубационной среды вносились в сосудики Варбурга в следующих количествах: глюкоза — 150 мкМ, сукцинат калия — 60 мкМ, АТФ — 1 мкМ, АДФ — 2 мкМ, K_2HPO_4 — 25 мкМ, $MgSO_4$ — 30 мкМ, гексокиназа — 0.5 мг, рН 7.2, 1.5 мл суспензии митохондрий, содержащей 0.4 мг белкового азота. Объем пробы — 3 мл.

Белок определяли по Лоури, убыль неорганического фосфата — по методике Фиске-Суббароу.

Материал для электронной микроскопии фиксировали в 3.5% глутаральдегиде, разведенном в 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.2) в течение 6 часов. Фиксированные пробы отмывали 16 часов в 0.2 М сахарозе, разбавленной тем же буфером. Последующая фиксация проводилась в 1% растворе O_sO_4. Образцы дегидратировали в спиртах возрастающей концентрации и заливали в эпок 812 по методике Лафта (Luft, 1961) с некоторыми модификациями. Срезы получали на ультратоме LKB и после контрастирования и просматривания фотографировали на электронном микроскопе УЭМ-7.

Результаты и обсуждение

Прежде чем приступить к изучению влияния условий анаэробиоза на окислительное фосфорилирование, мы провели наблюдение за тем, как менялись при усиливающейся аноксии за период с 24 до 72 часов внешний вид проростков, их жизнеспособность и рост.

Помещение растений в бескислородную среду способствовало потере корнями, особенно кончиками их, тургора и изменению окраски.

Данные о влиянии недостатка кислорода на сырой вес и рост корней проростков гороха приведены в табл. 1. Из нее следует, что при нормальном снабжении кислородом в течение 48 часов вес корней увеличивался вдвое, а длина — более, чем в 1.5 раза. У проростков наблюдалось появление боковых корней. В атмосфере азота картина была иная. Уже после 24-часовой аноксии происходила остановка роста корней, вес их не увеличивался. Корневая система оставалась на той же стадии развития, как и при закладке опыта, — боковые корни не образовывались.

ТАБЛИЦА 1

Влияние условий анаэробиоза на вес и рост корней проростков гороха (M±σ; n=9)

Варианты	Вес корней одного проростка, мг	Длина корней одного проростка, мм
Контроль (исходное состояние)	50±5	41±3
Аэрация 24 часа	75±5	60±6
48 часов	100±5	67±5
Анаэробиоз 24 часа	52±4	44±3
48 часов	47±3	44±2

Эти данные свидетельствуют об остановке роста и развития корней гороха уже через 24 часа пребывания в бескислородной среде.

Полное отсутствие плазмолиза, свидетельствующее о прекращении жизни корней, наблюдается после трех суток воздействия условий анаэробиоза.

Полученные данные согласуются с рядом литературных, указывающих на торможение ростовых процессов в различных растениях, помещенных в условия аноксии или гипоксии (Черенков, 1953; Сказкин, Федорова, 1961; GraЬle, 1966, и др.).

Далее наша задача состояла в выяснении влияния анаэробных условий на дыхание корней проростков гороха. На рис. 1, *А* представлены данные о поглощении кислорода корнями растений опытных вариантов в процентах от контроля. Из них следует, что увеличение длительности воздействия анаэробных условий приводит к последующему значительному снижению общей интенсивности дыхания. Однако во времени (рис. 1, *Б*) этот процесс протекает неравномерно: сначала дыхание изменяется мало, оставаясь на низком уровне, а затем (приблизительно через 1.5 часа после начала определения интенсивности дыхания) поглощение кислорода начинает расти, оставаясь тем не менее ниже контроля.

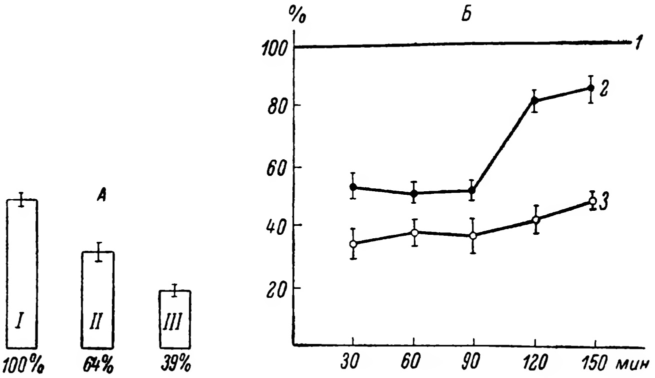


Рис. 1. Поглощение кислорода корнями проростков гороха, выдержанных в анаэробных условиях (в процентах от аэрируемого контроля).

А — за 1 час: *I* — аэрация; *II* — 24 часа в N_2; *III* — 48 часов в N_2; *Б* — в динамике: *1* — контроль; *2* — 24 часа в N_2; *3* — 48 часов в N_2.

Возрастание интенсивности дыхания наиболее четко выражено после 24-часовой аноксии. При этом происходит, возможно, лишь временное торможение активности окислительных ферментных систем, которые после создания нормальных условий вновь начинают активно функционировать.

После двух суток выдерживания проростков гороха в атмосфере азота намечается (примерно через 2 часа после начала определения интенсивности дыхания) лишь небольшой подъем, что связано, по всей вероятности, с более глубоким повреждением энзиматического аппарата.

Для оценки энергетической эффективности дыхания необходимо установить, сопряжено ли окисление с фосфорилированием. Один из способов определения ее связан с изучением действия на дыхание объекта разобщающего яда, например 2.4-динитрофенола. Известно, что стимуляция дыхания при воздействии этого яда свидетельствует о сопряженности указанных процессов.

Корни растений, находящиеся в обычных условиях аэрации, помещали на водный раствор ДНФ, pH которого был доведен до 6.8, и определяли поглощение ими кислорода в приборе Варбурга. Использование различных концентраций ингибитора (от $1 \cdot 10^{-5}$ М до $4 \cdot 10^{-5}$ М) показало стимулирование дыхания корней. Наибольший эффект (30%) вызывала концентрация $4 \cdot 10^{-5}$ М.

У растений, выдержанных 24 часа в атмосфере азота, применение ДНФ ($4 \cdot 10^{-5}$ М) также приводит к увеличению интенсивности дыхания (рис. 2). Более того, в данном варианте в первые 30 минут определения стимуляция поглощения кислорода была значительно выше, чем у растений, находящихся в течение всего опыта на воздухе (80% по сравнению с 40%).

После 48-часового анаэробиоза повышение интенсивности дыхания при действии ДНФ ($2 \cdot 10^{-5}$ М) наблюдалось лишь в первые 30 минут отсчета.

Полученные данные позволяют предположить, что суточное и, возможно, также двухсуточное влияние аноксии на корни проростков гороха не ведут к полной потере ими способности осуществлять окислительное фосфорилирование. Однако оценка энергетической эффективности дыхания с помощью указанного яда может быть лишь качественной (Семихатова, 1967). Более прямым способом установления ее, как известно, является определение количества эстерифицированного фосфата на единицу поглощенного кислорода.

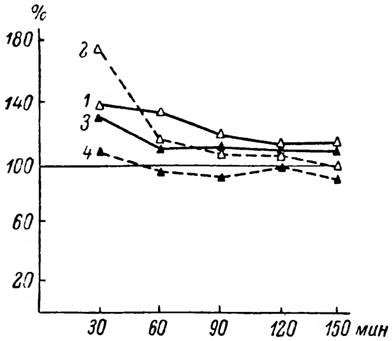


Рис. 2. Влияние ДНФ на динамику поглощения кислорода проростками гороха после различных сроков аноксии (в процентах от контроля на воде).

1 — аэрируемый контроль, ДНФ — $4 \cdot 10^{-5}$ М; *2* — 24 часа в N_2, ДНФ — $4 \cdot 10^{-5}$ М; *3* — аэрируемый контроль, ДНФ — $2 \cdot 10^{-5}$ М; *4* — 48 часов в N_2, ДНФ — $2 \cdot 10^{-5}$ М *каждая точка* — среднее из 4—5 опытов с 3 пробами в каждом.

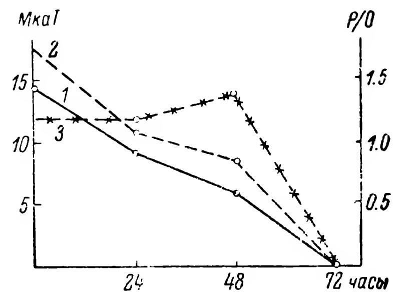


Рис. 3. Влияние аноксии на окислительную и фосфорилирующую активность митохондрий, выделенных из корней проростков гороха.

1 — поглощение кислорода в мкат О/мг белк. N; *2* — эстерифицированный фосфор в мкат Р/мг белк. N; *3* — Р/О. *Каждая точка* — среднее из 3—6 определений.

Органеллами, осуществляющими окислительное фосфорилирование, являются митохондрии, поэтому дальнейшее исследование влияния аноксии на энергетическую функцию дыхания мы проводили на митохондриях.

Определение окислительной способности выделенных из клеток митохондрий показало (табл. 2), что после пребывания растений в анаэробных условиях у них быстро снижалось общее и экзогенное (в присутствии сукцината) окисление. Эндогенное же дыхание, составляющее в нормальных условиях аэрации около 7%, увеличивалось после суток пре-

ТАБЛИЦА 2

Влияние условий временного анаэробиоза на окислительную активность митохондрий корней проростков гороха (в мкл O_2 на мг белкового азота за 30 минут; $M \pm \sigma$; $n=4$)[1]

Варианты опыта	Общее окисление	Эндогенное дыхание	Окисление сукцината
Аэрация			
24 часа	250±15	17±1.2	233±13
48 часов	249±13	18±1.5	231±16
72 часа	252±12	18±1.4	234±15
Анаэробиоз			
24 часа	169±11	25±1.6	147±12
48 часов	118±9	19±1.5	99±8
72 часа	0	0	0

---

[1] Каждый опыт — среднее из трех определений.

бывания в атмосфере азота до 12%, а после двух суток до 16%. Некоторое возрастание эндогенного окисления связано, возможно, с накоплением при торможении окислительной фазы дыхания собственных субстратов — органических кислот. Через 3 суток в атмосфере азота окислительная активность митохондрий падает до нуля.

Сопоставление данных по окислительной активности митохондрий с процессами фосфорилирования после различной по длительности аноксии представлено на рис. 3. Как видно из графика, скорость обоих процессов в митохондриях после 24 часов анаэробиоза снижается в равной степени: поглощение кислорода за 20 минут регистрации снизилось с 14.6 до 9.2 мкат на мг белкового азота, т. е. на 37%, а интенсивность фосфорилирования — с 17.6 до 11.0 мкат фосфора, т. е. на 38%. Коэффициент Р/О остался таким же, что и в контроле (1.2).

Анаэробиоз в течение 48 часов приводит к еще большему снижению дыхания и убыли эстерифицированного фосфора. Однако количество его снизилось меньше, чем поглощение кислорода. Так, уровень эстерифицированного фосфора упал с 18.6 до 8.7 мкат, т. е. на 53%, а кислорода — с 14.5 до 6.2 мкат — на 57%. Отсюда следует, что коэффициент Р/О остался тем же (1.4).

После 72 часов аноксии функциональная активность митохондрий в наших опытах не была обнаружена.

По сообщениям Г. М. Гриневой с сотрудниками (Гринева, Андреева, Липасова, 1968; Гринева, Фролова, 1972), в корнях кукурузы именно через трое суток происходит полная утрата способности митохондрий к окислительному фосфорилированию, количество цитохромов в них резко снижается и наступает разрушение всей дыхательной цепи.

Таким образом, результаты изучения действия ДНФ на клетки корней проростков гороха и определения Р/О митохондрий наводят на мысль о том, что механизм сопряжения окисления и фосфорилирования в цепи реакций дыхания не является самым чувствительным звеном к действию аноксии и нарушается лишь при далеко зашедшем повреждении митохондрий.

Наши данные согласуются с появившимися в последние годы в литературе указаниями на то, что изменения дыхания организмов в ответ на неблагоприятные воздействия (высокая или низкая температура, обезвоживание, радиация и т. д.) могут носить регуляторный характер и не приводят в течение некоторого времени к снижению его энергетической эффективности (Lyons, Raison, 1970; Хансон, 1972; Семихатова, 1972).

Сдвиги в процессе дыхания при воздействии неблагоприятных условий могут быть связаны с изменениями в структуре клеточных органелл, в которых осуществляется процесс окислительного фосфорилирования. Исследование ультраструктуры митохондрий мы проводили на срезах корней гороха, сделанных на расстоянии 0.5—2 мм от кончика.

Как видно, на электронных микрофотографиях (таблица, *а* — см. вклейку), при нормальной аэрации митохондрии имеют разнообразную, но в основном овальную форму. Размеры их от 1 до 5 мкм в длину. Матрикс митохондрий, как правило, заполнен относительно плотным однородным мелкозернистым материалом. Кристы развиты хорошо.

После выдерживания растений в атмосфере азота в течение 24 часов существенных изменений в структуре митохондрий по сравнению с контролем не наблюдается (таблица, *б*).

Через 48 часов пребывания в анаэробных условиях разнообразие форм митохондрий становится больше. Наряду с обычными в значительном количестве появляются митохондрии иной формы, с впячиваниями или выростами. Матрикс несколько просветляется, кристы становятся менее отчетливыми (таблица, *в*). Эти морфологические изменения, возможно, связаны с первыми этапами подавления их функциональной активности.

Аноксия в течение 72 часов приводит к серьезным повреждениям всех клеточных структур (таблица, *г*). Цитоплазма утрачивает структуру, большинство органелл на срезах вообще отсутствует. Иногда встречаются органеллы с измененной структурой, некоторые из них можно предположительно отнести к митохондриям. Такие образования очерчены мембраной, а их содержимое представлено электронно-прозрачной полостью, в которой находятся бесформенные скопления электронно-плотного вещества. В цитоплазме некоторых клеток отмечены осмофильные сгустки (возможно, липидные образования). Сильно поврежденной оказывается и структура ядра: хроматин утрачивает равномерное распределение и агглютинирует.

О подобных изменениях ультраструктуры в корнях кукурузы при кислородном голодании писали Г. М. Гринева с сотр. (Гринева, Андреева, Липасова, 1968; Андреева, Гринева, 1969), а для корней тыквы и риса такие же данные получили Б. Б. Вартапетян с сотрудниками (Вартапетян и др., 1968; 1969).

Описанная нами картина иллюстрирует деградацию субклеточных и в том числе митохондриальных структур под влиянием усиливающейся аноксии. Разрушения происходят параллельно падению физиологической активности этих органелл.

Таким образом, после 24—48-часового анаэробиоза происходит торможение роста и снижение поглощения кислорода корнями проростков гороха, однако их митохондрии сохраняют способность осуществлять энергетически эффективное дыхание. Увеличение длительности аноксии ведет к необратимой дезорганизации мембранных структур и к полной утрате функциональной активности клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева И. Н., Г. М. Гринева. (1969). Изменение ультраструктуры митохондрий корней кукурузы при повреждающих воздействиях. В сб.: Хлоропласты и митохондрии. — Вартапетян Б. Б., И. Н. Андреева, Н. Г. Давтян, И. П. Маслова. (1968). Ультраструктура клеток корня *Cucurbita pepo* в связи с транспортом кислорода. Физиол. раст., 15, 1. — Вартапетян Б. Б., И. Н. Андреева, И. П. Маслова. (1969). Кислородный режим и ультраструктура клеток корней риса. ДАН СССР, 189, 6. — Гринева Г. М. (1963). Об образовании и выделении спирта корнями растений в анаэробных условиях. Физиол. раст., 10, 4. — Гринева Г. М., И. Н. Андреева, В. А. Липасова. (1968). Дыхательный метаболизм и структура митохондрий клеток корня кукурузы в условиях анаэробиоза. Биохимия, 33, 4. — Гринева Г. М., В. А. Липасова. (1968). О роли пентозофосфатного пути дыхания в корнях кукурузы в условиях различного анаэробиоза. ДАН СССР, 178, 3. — Гринева Г. М., Л. А. Фролова. (1972), Влияние гипоксии на состояние митохондрий корней кукурузы и ингибирование транспорта электронов. Физиол. раст., 19. 2. — Овчаров К. Е., А. Ахмедов. (1972). Алкоголь-, лактат-, малат- и пируватдегидрогеназная активность семян кукурузы, прорастающих в анаэробных условиях. Физиол. раст., 19, 2. — Самуилов Ф. Д., Л. Х. Гордон, В. С. Петров, А. А. Бичурина. (1970). Влияние фосфорного питания на энергетическую эффективность дыхания растений в условиях недостаточного и избыточного увлажнения. ДАН СССР, 193, 1. — Семихатова О. А. (1967). Методы оценки энергетической эффективности дыхания растений. — Семихатова О. А. (1972). Энергетический обмен при дыхании растений в условиях повышенной температуры. Автореф. докт. дисс. — Семихатова О. А., Т. М. Бушуева. (1963). О влиянии температуры на окислительное фосфорилирование препаратов митохондрий из гороха. ДАН СССР, 149, 4. — Семихатова О. А., Т. И. Иванова. (1972). Окислительное фосфорилирование растительных митохондрий в условиях пониженной температуры. Бот. ж., 57, 8. — Сказкин Ф. Д., Ю. М. Федорова. (1961). Влияние избыточного увлажнения почвы и недостатка азота на некоторые физиологические процессы и урожай ячменя в связи с его стадийным развитием. ДАН СССР, 139, 6. — Хансон К. П. (1972). Действие ионизирующей радиации на процессы выработки энергии и энергообеспечение биосинтеза ДНК и белков. Автореф. докт. дисс. — Черненков А. Д. (1953). Действие избыточной влаги почвы на рост сахарной свеклы и многолетних трав. Тр. Всес. инст. свекловичн. полеводства, 3. — Чиркова Т. В., В. Н. Петрова. (1971). Дыхание и обмен органических кислот ивы и тополя в зависимости от различных условий аэрации. Вестн. Ленингр. унив., 3. — Чиркова Т. В., М. С. Разинькова. (1970). Особенности дыхания корней ивы и тополя в зависимости от различной аэрации. Вестн. Ленингр. унив., 15. — Crawford R. M. M., P. D. Tyler. (1969). Organic acid metabolism. J. Ecol., 57, 1. — Fulton J. M., A. E. Erickson, N. E. Tolbert. (1964). Distribution of C^{14} among metabolites of flooded and aerobically grown tomato plants. Agron. J., 56, 6. — Grable A. E. (1966). Soil aeration and plant growth. Advances Agron., 18, 57. — Luft J. H. (1961). Improvements in epoxy resin embedding methods. Biophys. biochem., cytol., 9, 4. — Lyons J. M., J. R. Raison. (1970). Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury. Plant physiol., 45, 4. — McMonmon M., R. M. M. Crawford. (1971). A metabolic theory of flooding tolerance : the significance of enzyme distribution and behaviour. New Phytol., 70, 2.

Ленинградский
государственный университет,
Ботанический институт
Академии наук СССР
им. В. Л. Комарова
и
Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 7 XII 1972.

УДК «32»581.15 : 58.036 : 536.485 : 582.34

Т. А. Антропова

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХОЛОДО- И ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ КЛЕТОК ДВУХ ВИДОВ МХОВ

T. A. ANTROPOVA. THE SEASONAL CHANGES OF COLD AND HEAT RESISTANCE OF CELLS IN TWO MOSS SPECIES

С августа 1969 г. по август 1972 г. прослежен сезонный ход изменений холодо- и теплоустойчивости клеток у листостебельных мхов *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. B. и *Mnium affine* Bland. в естественных уловиях. Параллельно определяли холодо- и теплоустойчивость клеток у растений, которые до наступления заморозков помещали в оранжерею и содержали при положительной температуре на естественном освещении. Для определения холодо- и теплоустойчивости был использован плазмолитический метод.

Обнаружено, что наибольшая холодоустойчивость изученных мхов приходится на зимний период, самая низкая — на летний. Осенний подъем холодоустойчивости наблюдается в конце лета, до наступления периода заморозков. Подъем холодоустойчивости у растений в оранжерее происходит в те же сроки и на ту же величину, что и у растений в условиях открытого грунта. Спад холодоустойчивости весной происходит через месяц после окончания периода заморозков, одновременно у растений с газонов и из оранжереи.

Теплоустойчивость клеток *Atrichum undulatum* не изменяется в течение года. У *Mnium affine* повышение теплоустойчивости клеток наблюдается только в ответ на действие заморозков. Теплоустойчивость зимой примерно на 3° выше, чем летом и осенью до наступления морозов. У растений *M. affine* в оранжерее теплоустойчивость клеток зимой не повышается.

Изучение сезонных изменений холодоустойчивости растений показало, что в подавляющем большинстве случаев летом наблюдается самый низкий уровень холодоустойчивости, осенью она повышается, достигает зимой наивысшего значения, а весной происходит ее спад (Туманов, 1940; Levitt, 1956, 1972). Такой характер изменений холодоустойчивости в течение года найден у цветковых растений, хвойных, папоротников и водорослей. Подобным же образом изменяется холодоустойчивость у мохообразных (Dircksen, 1964).

При изучении сезонного хода изменений теплоустойчивости растений было обнаружено, что во многих случаях устойчивость к тепловому повреждению возрастает к зиме и уменьшается к летнему периоду. Вместе с тем некоторые растения не имеют сезонных колебаний теплоустойчивости, у других отмечается как зимний, так и летний максимумы, а у третьих обнаружен только летний максимум теплоустойчивости, совпадающий по времени с наступлением самых жарких дней (Lange, 1955, 1961; Александров и др., 1959, 1964; Шухтина, 1963; Dircksen, 1964; Kappen, 1964; Biebl, 1967; Biebl u. Maier, 1969; Schwarz, 1970; Bauer и др., 1971; Фалькова, 1973).

Задачей нашей работы было изучение сезонного хода изменений холодо- и теплоустойчивости клеток у двух видов мхов.

Материал и методика

Изменения температурной устойчивости мы изучали на листостебельных мхах — *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. B. и *Mnium affine* Bland. Мхи собирали с газонов в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), где они растут в затененных местах. Кроме того, в сентябре дернинки обоих видов собирали с газонов и помещали в ящиках в оранжерею, в которой зимой минимальная температура была не ниже 5—6°. Растения содержались на естественном освещении. Для того чтобы избежать подсушивания мхов, мы покрывали ящики полиэтиленовой пленкой.

Наблюдения проводились в течение трех лет — с августа 1969 г. по август 1972 г. Определение холодо- и теплоустойчивости *M. affine* производили ежемесячно на листьях, срезанных со средней части побегов, сформировавшихся в пазухах листьев перезимовавших растений. К концу мая такие побеги принимали вид полностью сформировавшихся У *A. undulatum* листья срезали с верхней части побега. Для каждого опыта было использовано по 6 побегов. Растения, взятые зимой из-под снега, выдерживали при комнатной температуре в течение одного-полутора часов до полного оттаивания.

Для определения теплоустойчивости листья в полиэтиленовом мешочке прогревали в водном термостате в течение 5 минут при заданной температуре. Температура последующих прогревов отличалась на 0.5°. Прогретые листья помещали на 6—10 минут в плазмолитик (плазмолитиком во всех случаях служил раствор 1.3 М глицерина) и в том же растворе просматривали под микроскопом (объектив ×40, апертура 0.95; окуляр ×5). Мерой теплоустойчивости служила максимальная температура 5-минутного прогрева, после действия которой в просматриваемом листе насчитывалось не менее 10 плазмолизированных клеток. Общее число клеток в просматриваемых листьях составляло от 2.5 до 5 тыс. клеток (подробности методики см.: Антропова, 1971).

Для определения холодоустойчивости листья мхов помещали на 5 минут в камеру полупроводникового микрохолодильника ТЛМ-1-3 в силиконовое масло, охлажденное до заданной температуры. Температура последующих охлаждений отличалась на 0.7—1.0°. После охлаждения листья помещали на фильтровальную бумагу для удаления излишков масла, а затем погружали в раствор плазмолитика и просматривали под микроскопом. Мерой холодоустойчивости служила минимальная температура 5-минутного охлаждения, после действия которой в просматриваемом листе насчитывалось не менее 10 плазмолизированных клеток. Этот показатель свидетельствует об устойчивости клеток к внутриклеточному льдообразованию (Александров и др., 1964).

На графике, где показаны сезонные изменения холодо- и теплоустойчивости клеток обоих видов мхов, нанесены также минимальные температуры, измеренные на уровне почвы и суммированные по пятидневкам (рис. 1, *в*).

Результаты исследования

На рис. 1, *а* представлены сезонные изменения холодо- и теплоустойчивости клеток *Atrichum undulatum*. Можно отметить, что наибольшая холодоустойчивость приходится на зимние месяцы, наименьшая — на летние. В первый год исследований осенний подъем холодоустойчивости произошел в конце ноября, после действия заморозков, а в последующие два года в августе—сентябре, задолго до наступления устойчивых заморозков. Это свидетельствует, что возрастание холодоустойчивости не было вызвано прямым действием отрицательных температур. Однако самый высокий уровень холодоустойчивости достигается после некоторого периода сильных морозов. Весенний спад холодоустойчивости наблюдается не непосредственно вслед за прекращением заморозков, а после некоторого времени действия положительных температур.

Уровень теплоустойчивости клеток этого вида не менялся в зависимости от сезона в течение всех трех лет исследования (54.7 ±0.1°, размах колебаний от 53.5° до 55.5°). Достоверный подъем теплоустойчивости на 2° выше постоянного уровня устойчивости мы наблюдали в июне 1972 г.

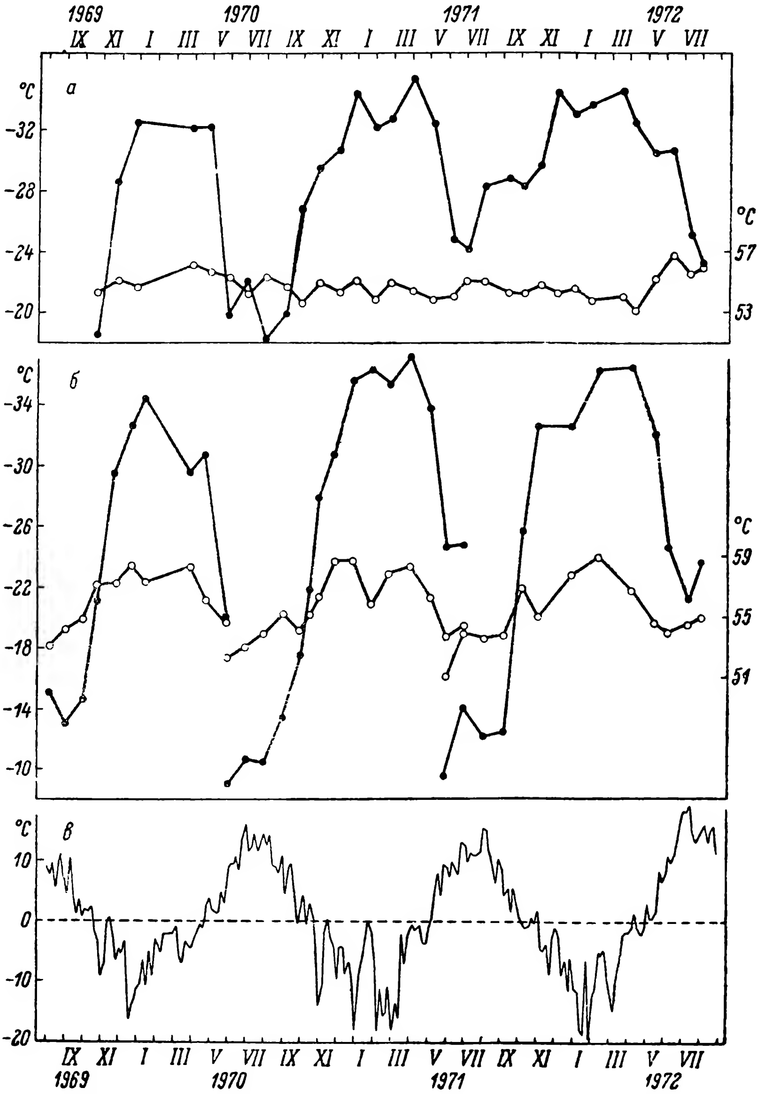


Рис. 1. Сезонные изменения холодо- и теплоустойчивости клеток листьев у двух видов мхов.

а — *Atrichum undulatum*; *б* — *Mnium affine*; *в* — минимальная суточная температура воздуха, измеренная на уровне почвы (суммировано по 5 дней). *По оси абсцисс* — месяцы; *по оси ординат* для *а* и *б*: *слева* — холодоустойчивость, *справа* — теплоустойчивость; для *в* — температура воздуха; для *а* и *б*: *темные кружки* — минимальная температура 5-минутного охлаждения, после действия которой в листе насчитывается не менее 10 плазмолизированных клеток; *светлые кружки* — максимальная температура 5-минутного прогрева, вызывающего такую же степень подавления плазмолиза.

В день, предшествовавший определению, дневная максимальная температура на почве равнялась 43°. Возможно, что высокая теплоустойчивость явилась результатом теплового закаливания растений (Антропова, 1971).

У *A. undulatum* не было обнаружено разницы по холодо- и теплоустойчивости у перезимовавших и вновь выросших листьев. По-видимому, в пробу для определения устойчивости летом были взяты листья как перезимовавшие, так и новой генерации, которые не отличались по внешнему виду друг от друга.

Сезонный ход изменений холодо- и теплоустойчивости клеток другого вида, *Mnium affine*, показан на рис. 1, *б*. Изменение уровня холодоустойчивости в течение года происходит так же, как у *A. undulatum* — летом холодоустойчивость самая низкая, зимой — самая высокая. Частичный подъем холодоустойчивости также наблюдался до заморозков, но достижение зимних величин холодоустойчивости в течение трех лет происходило в ноябре—декабре, после того, как растения в течение некоторого времени подвергались действию отрицательных температур.

Сезонный ход холодоустойчивости клеток *M. affine* имеет отличия от такового у *A. undulatum*. Уровень холодоустойчивости листьев новой генерации *M. affine* в июне всегда оказывался значительно ниже, чем у перезимовавших листьев при измерении в те же сроки. В течение лета уровень холодоустойчивости неуклонно возрастал. Очевидно, такой ход изменений холодоустойчивости был обусловлен возрастными изменениями растений. Явление повышенной чувствительности молодых растущих листьев было отмечено многими авторами (Александров и др., 1959; Горбань, 1962; Dircksen, 1964; Kappen, 1964).

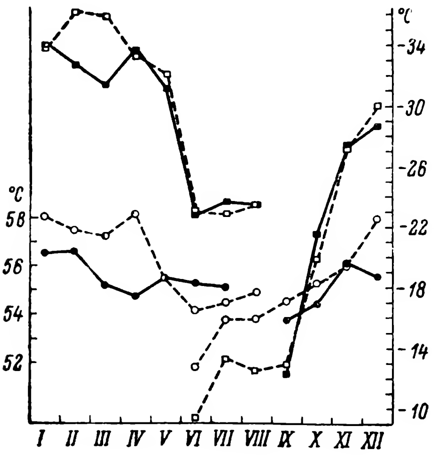


Рис. 2. Средняя холодо- и теплоустойчивость клеток *Mnium affine* с естественного местообитания и из оранжереи за три года исследований.

По оси абсцисс — месяцы; *по оси ординат слева* — теплоустойчивость, *справа* — холодоустойчивость; *светлые квадраты* и *пунктирные линии* — холодоустойчивость растений с газонов; *темные квадраты* и *сплошные линии* — холодоустойчивость растений из оранжереи; *светлые кружки* и *пунктирные линии* — теплоустойчивость растений с газонов; *темные кружки* и *сплошные линии* — теплоустойчивость растений из оранжереи; для сплошных линий первые точки относятся к растениям, только что перенесенным в оранжерею (сентябрь).

Спад холодоустойчивости в течение всех трех лет исследования приходился на конец мая. Ему предшествовал примерно месяц действия положительных температур. Летний уровень холодоустойчивости листьев перезимовавших растений оставался неизменным вплоть до их отмирания (июль—август).

Теплоустойчивость клеток *Mnium affine* изменяется в течение года так же, как холодоустойчивость — наименьшая теплоустойчивость отмечена летом, самая высокая — зимой. Уровень теплоустойчивости клеток листа, измеренный в июле—сентябре (до наступления заморозков), колебался в пределах 54—55°. В этих же пределах изменялся уровень теплоустойчивости у перезимовавших растений. Теплоустойчивость была ниже всего у листьев самых молодых побегов, сформировавшихся к концу мая (51—52°). Осенью возрастание теплоустойчивости происходило только в ответ на действие отрицательных температур. Уровень теплоустойчивости возрастал зимой до 59°. Прекращение заморозков вызывало спад теплоустойчивости. Так, в конце января 1971 г. после семидневной оттепели наблюдалось значительное снижение зимнего уровня теплоустойчивости. Подобное явление было отмечено и 1 ноября 1971 г. после двухдневного действия положительных температур. Таким образом, теплоустойчивость клеток *M. affine* в природе повышается в ответ на непосредственное действие отрицательных температур. Этот подъем обратим, при действии положительных температур теплоустойчивость снижается.

Для того чтобы исключить влияние на температурную устойчивость исследуемых мхов действия отрицательных температур, мы проводили измерения тепло- и холодоустойчивости клеток у растений, помещенных в оранжерею до наступления осенних заморозков. Сезонные изменения холодоустойчивости клеток у обоих исследованных видов оказались сходными с таковыми у растений, собранных с газонов. Мы подсчитали средние величины холодо- и теплоустойчивости клеток обоих видов за три года исследований. В качестве примера приводим данные, полученные для *M. affine* (рис. 2). Амплитуда сезонных изменений холодоустойчивости у растений, взятых из оранжереи и с газонов, была одинаковой. Подъем холодоустойчивости осенью и спад весной совпали по времени у растений из оранжереи и с газонов. Уровень теплоустойчивости листьев, взятых из оранжереи в зимнее время, оказался несколько выше, чем у тех же растений весной и летом. Однако большой разброс данных не позволяет сделать вывод о достоверном подъеме теплоустойчивости оранжерейных растений. Напротив, у растений, взятых с газонов, трехлетние наблюдения показали достоверный подъем уровня теплоустойчивости зимой.

Что касается уровня теплоустойчивости листьев *Atrichum undulatum* из оранжереи, то у этого вида он сохранялся неизменным в течение всего времени исследования, так же, как у растений с газонов.

Обсуждение результатов

Изучение сезонных изменений уровня холодоустойчивости у двух видов листостебельных мхов показало, что ее возрастание наблюдается осенью, зимой отмечается наивысший уровень, снижение происходит в конце весны, летом холодоустойчивость находится на самом низком уровне. Сходный характер сезонных изменений холодоустойчивости у десяти видов листостебельных мхов и пяти видов печеночников наблюдала Дирксен (Dircksen, 1964).

Сезонный ритм изменений холодоустойчивости, подобный тому, который наблюдается у растений, взятых из естественных местообитаний, многие исследователи наблюдали у цветковых и хвойных растений, помещенных осенью в оранжерею при умеренных температурах (Larcher, 1954; Parker, 1961; Biebl u. Maier, 1969; Schwarz, 1970). Каппен обнаружил в зимний период повышенную холодоустойчивость у одного вида папоротника, зимовавшего в оранжерее (Kappen, 1964). Шварц показал, что у кедра (*Pinus cembra* L.) и рододендрона (*Rhododendron ferrugineum* L.) сезонный ритм изменений холодоустойчивости сохраняется и в том случае, если растения выдерживают в условиях оранжереи при постоянном фотопериоде в течение двух лет; правда, на второй год размах колебаний значительно уменьшается. Эти опыты свидетельствуют о наличии у исследованных растений эндогенного ритма изменений холодоустойчивости (Schwarz, 1970).

В нашей работе мы обнаружили одинаковый ход сезонных изменений холодоустойчивости у двух видов листостебельных мхов, помещенных в оранжерею и не подвергавшихся действию отрицательных температур, и у тех же растений, находившихся в течение всего периода исследований в естественных условиях.

Зимний подъем холодоустойчивости мы наблюдали у растений обоих исследованных видов. Начало подъема в некоторых случаях было отмечено уже в конце лета, т. е. задолго до наступления периода заморозков. Подъем холодоустойчивости наблюдался при положительных температурах также в условиях оранжереи. Повышение уровня теплоустойчивости осенью у *Mnium affine* было вызвано непосредственным действием заморозков. У *Atrichum undulatum* совсем не было отмечено сезонных изменений теплоустойчивости. Отсюда следует, что у исследованных нами растений сезонные колебания холодо- и теплоустойчивости обусловлены разными причинами.

Повышение уровня теплоустойчивости в летнее время было отмечено только один раз, когда в результате резкого подъема температуры воздуха на уровне почвы накануне определения теплоустойчивость клеток *A. undulatum* превысила средний уровень приблизительно на 2°. По-видимому, в этом случае мы наблюдали тепловую закалку в природе (Александров и Язкулыев, 1961; Шухтина и Язкулыев, 1968; Фалькова, 1973). Вместе с тем в сезонном ходе изменений уровня теплоустойчивости наряду с зимними наблюдались также и летние максимумы (Lange, 1955, 1961; Kappen, 1964; Biebl u. Maier, 1969). Летние подъемы теплоустойчивости у мохообразных наблюдала Дирксен (Dircksen, 1964). Метод определения теплоустойчивости в работах цитированных выше авторов позволяет определять общую устойчивость растений. Как известно, уровень общей устойчивости может изменяться в ответ на изменения температуры среды, лежащие в пределах толерантной зоны (Лютова и Завадская, 1966). В нашей работе была определена первичная теплоустойчивость клеток (Александров и др., 1970). Уровень первичной теплоустойчивости клеток мохообразных не изменяется, если колебания температуры среды происходят в пределах толерантной зоны (Антропова, неопубликованные данные). В отличие от Дирксен мы не наблюдали у мхов повышения уровня теплоустойчивости в летнее время, так как в условиях Ленинграда температура воздуха крайне редко превышает верхнюю границу толерантной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я., Е. И. Денько, И. М. Кислюк, Н. Л. Фельдман и Г. Г. Шухтина. (1964). Сезонные изменения устойчивости клеток к действию различных агентов у зимнезеленых растений и весенних эфемероидов. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды : 103—127. — (Александров В. Я., А. Г. Ломагин и Н. Л. Фельдман) Alexandrov V. Ya., A. G. Lomagin a. N. L. Feldman. (1970). The responsive increase in thermostability of plant cells. Protoplasma, 69 : 417—458. — Александров В. Я., М. И. Лютова и Н. Л. Фельдман. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитология, 1, 6 : 672—691. — Александров В. Я. и А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитология, 3, 6 : 702—707. — Антропова Т. А. (1971). Температурная адаптация клеток мха *Mnium affine* Bland. Бот. ж., 56, 11 : 1681—1686. — Горбань И. С. (1962). О связи роста и теплоустойчивости растительных клеток. Цитология, 4, 2 : 182—192. — Лютова М. И. и И. Г. Завадская. (1966). Влияние длительности содержания растений при разной температуре на теплоустойчивость клеток. Цитология, 8, 4 : 484—493. — Туманов И. И. (1940). Физиологические основы зимостойкости культурных растений. — Фалькова Т. В. (1973). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях полусухих субтропиков. Автореф. канд. дисс. — Шухтина Г. Г. (1962). Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых хибинских растений. Бот. ж., 47, 1 : 100—105. — Шухтина Г. Г. и А. Язкулыев. (1968). Искусственная тепловая закалка растительных клеток с различным исходным уровнем теплоустойчивости. Цитология, 10, 1 : 88—94. — Bauer H., J. Harrasser, G. Bendetta u. W. Larcher. (1971). Jahresgang der Temperaturresistenz junger Holzpflanzen im Zusammenhang mit ihrer jahreszeitlichen Entwicklung. Ber. deutsch. Bot. Ges., 84, 10 : 561—570. — Biebl R. (1967). Kurztag-Einflüsse auf arktische Pflanzen wärend der arktischen Langtage. Planta, 75 : 77—84. — Biebl R. u. R. Maier. (1969). Tageslänge und Temperaturresistenz. Österr. Bot. Zeitschr., 117 : 167—194. — Dircksen A. (1964). Vergleichende Untersuchungen zur Frost-, Hitze- und Austrocknungresistenz einheimischer Laub- und Lebermoose unter besonderer Berücksichtigung jahreszeitlicher Veränderungen. Diss. Göttingen. — Kappen L. (1964). Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost-, Hitze- und Austrocknungresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (Filicinae). Flora, 155, 1 : 123—166. — Lange O. L. (1955). Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihrer Verbreitung. I. Resistenz stark ausgetrockneter Moose. Flora, 142 : 381—399. — Lange O. L. (1961). Die Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrüner Pflanzen im Jahreslauf. Planta, 56 : 666—683. — Larcher W. (1954). Die Kälteresistenz mediterraner Immergrüner und ihre Beeinflussbarkeit. Planta, 44 : 607—635. — Levitt J. (1956). The hardiness of plants. — Levitt J. (1972). Responses of plants to environmental stresses. — Parker J. (1961). Seasonal trends in carbon dioxide absorbtion, cold resistance and transpiration of some evergreens. Ecology, 42, 2 : 372—380. — Schwarz W. (1970). Der Einfluss der Photoperiode auf das Austreiben, die Frosthärte und die Hitzeresistenz von Zirben und Alpenrosen. Flora, B 159, 3 : 258—285.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 22 VI 1973.

ТОМ 59 *БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ* *1974, № 1*

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 661.73 : 581.132

И. М. Магомедов

ФОТОСИНТЕЗ И МЕТАБОЛИЗМ УГЛЕРОДА У РАСТЕНИЙ С ЦИКЛОМ ДИКАРБОНОВЫХ КИСЛОТ

I. M. MAGOMEDOV. PHOTOSYNTHESIS AND METABOLISM OF CARBON IN PLANTS WITH DICARBON ACID CYCLE

В процессе фотосинтеза происходит превращение солнечной энергии в химическую, которая впоследствии используется для синтеза из углекислоты воздуха различных органических соединений.

Известно несколько реакций карбоксилирования углекислоты в процессе фотосинтеза. В данном обзоре будут рассмотрены две из них, как наиболее широко представленные у высших растений.

Значительного прогресса в исследовании углеродного метаболизма в фотосинтезе достигли Кальвин с сотрудниками (см., например, Calvin a. Bassham, 1962). Предложенная ими схема восстановления углекислоты в настоящее время получила всеобщее признание.

Первичным акцептором углекислоты в цикле Кальвина является рибулезодифосфат (РДФ); при карбоксилировании его рибулозодифосфаткарбоксилазой (РДФ-карбоксилазой) образуются две молекулы трифосфоглицериновой кислоты (3-ФГК).

Было известно также существование и другой карбоксилирующей системы, работающей с помощью фосфоэнолпируваткарбоксилазы (ФЭП-карбоксилазы). Считалось, что по этому каналу восстановления углерода CO_2 используется на синтез органических кислот и аминокислот в результате вторичного карбоксилирования ФЭП, образующегося из 3-ФГК цикла Кальвина.

$$\text{ФЭП} + CO_2 \longrightarrow \begin{array}{c}\text{щавелевоуксусная}\\ \text{кислота}\end{array} \begin{array}{l}\nearrow \text{аспарагиновая кислота}\\ \searrow \text{яблочная кислота}\end{array}$$

Количество CO_2, проходящее через этот путь, по оценке Басхема составляет 20% от общего количества фиксированной углекислоты (Bassham, 1964).

В 1965 г. появилось сообщение Корчака с сотрудниками (Kortschak и др., 1965), в котором впервые показано, что образование дикарбоновых кислот является результатом не вторичного, а первичного карбоксилирования. Хеч и Слейк (Hatch a. Slack, 1966) описали новый путь ассимиляции углерода, назвав его путем C_4-дикарбоновых кислот (C_4-путь).

О раннем образовании значительного количества яблочной кислоты в процессе фотосинтеза в листьях кукурузы сообщили И. А. Тарчевский и Ю. С. Карпилов (1963), не расшифровывая, однако, путей ее образования. С тех пор появились десятки работ, в которых излагались результаты изучения этого пути восстановления углекислоты. В настоящее время в литературе можно найти много различных мнений о функционировании и роли C_4-пути. В отечественной литературе обзор по этой проблеме отсутствует, поэтому автор, не претендуя на полноту ее освещения, стремился дать критический анализ соответствующих материалов.

Доказательства существования «C_4-пути» углерода фотосинтеза

До недавнего времени существование у ряда растений дополнительного к циклу Кальвина «пути С-4 кислот» не вызывало сомнений. Однако в последние годы начали появляться сообщения (Gibbs и др., 1970; Bucke и др., 1971), в которых факты образования дикарбоновых кислот трактуются иначе; утверждается, что синтез С-4 кислот есть результат гетеротрофной фиксации, или что он идет в результате вторичного карбоксилирования фосфоэнолпирувата (ФЭП), который образуется из первичного продукта цикла Кальвина. Поэтому первая часть обзора посвящена рассмотрению доказательств наличия С-4 пути в интактном листе растений.

Хеч и Слейк (1966, 1970) показали, что в процессе фотосинтеза в листьях сахарного тростника в стационарных условиях за 1 секунду экспозиции в атмосфере $C^{14}O_2$ более 93% фиксированной углекислоты локализуется в яблочной, аспарагиновой и щавелевоуксусной кислотах (ЩУК). По истечении некоторого времени наибольшая активность проявилась в 3-ФГК и в гексозомонофосфатах. Такие результаты были получены на листьях, не отделенных от растений. Радиоактивность в меченых соединениях появлялась в следующем порядке: С-4 кислоты, 3-ФГК, другие продукты цикла Кальвина. Таким образом, было подтверждено раннее сообщение Корчака и др. (Kortschak и др., 1965) о том, что ближайшим предшественником углерода для цикла Кальвина служит углекислота из С-4 кислот, а не CO_2, поступившая из воздуха. В цитированной выше работе Хеча и Слейка (1966) была представлена первая схема функционирования C_4-пути в растениях, где ведущая роль в транспорте бета-карбоксила отводилась реакции транскарбоксилирования. По Хечу и Слейку, при фиксации CO_2 в фотосинтезе участвуют ниже перечисленные реакции:

I. Синтез ФЭП.

$$\text{ПВК} + \text{АТФ} + \text{Ф}_{\text{неорг.}} \xrightarrow{\text{пируватдикиназа}} \text{ФЭП} + \text{АМФ} + \text{пирофосфат}$$

II. Карбоксилирование ФЭП.

$$\text{ФЭП} + CO_2 \xrightarrow{\text{ФЭП-карбоксилаза}} \text{ЩУК} + \text{Ф}_{\text{неорг.}}$$

III. Превращение ШУК в яблочную и аспарагиновую кислоты.

$$\begin{matrix}\text{Аспарагиновая} \\ \text{кислота}\end{matrix} \xleftarrow[\text{трансфераза}]{\text{аспартатамино-}} \text{ЩУК} \xrightarrow[\text{геназа}]{\text{малатдегидро-}} \text{Яблочная кислота}$$

IV. Регенерация ПВК

$$C_4\text{-кислота} + 2\text{-С-акцептор} \xrightarrow{\text{транскарбоксилаза}} \text{ПВК} + 3\text{-ФГК}.$$

В дальнейших исследованиях существование первых трех реакций было доказано, а от «транскарбоксилирования» отказались, когда была найдена высокая активность РДФ-карбоксилазы в растениях, где функционирует этот цикл (Andrews и др., 1971).

В 1967 г. Хеч с сотрудниками (Hatch a. Slack, 1967) дали другие доказательства в пользу существования C_4-пути. В частности, были проведены опыты по включению $C^{14}O_2$ (экспозиция 4 секунды) в первичные продукты фотосинтеза в зависимости от концентрации CO_2 в воздухе, интенсивности света и возраста растений. Полученные результаты согласуются с предыдущими сообщениями о первичном образовании C_4-кислот. При использовании техники деградации яблочной кислоты также оказалось, что более 90% C^{14} было локализовано в β-карбоксиле яблочной кислоты. Подобные данные были получены с ЩУК и аспарагиновой кислотой. Таким образом, и в этих опытах было установлено, что образование C_4-кислот в фотосинтезе является первичным процессом. Эти исследователи изучили 16 семейств растений, причем, C_4-путь оказался характерным для *Gramineae* и *Cyperaceae*. Этот тип фиксации CO_2 обнаружен у паникоидных злаков, в то время как у фестукоидных злаков первичными продуктами фиксации являются соединения цикла Кальвина.

После этих работ, посвященных однодольным, появились данные о наличии C_4-пути и у двудольных, в частности у представителей *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae* (Johnson a. Hatch, 1968). Данные австрийских исследователей были подтверждены на интактных листьях рядом специалистов в различных странах (Downton a. Tregunna, 1968; Downton, и др., 1970; Карпилов, 1969, 1970б; Osmond, 1969; Bjorkman a. Gauhl, 1969; Berry и др., 1970; Black и др., 1969, 1971; Магомедов, 1969; Магомедов и Чесноков, 1971, и др.).

Насколько широко распространен C_4-путь углерода среди растительных сообществ показывают данные, приведенные в трудах симпозиума «Photosynthesis and Photorespiration» (1971). Около 250 видов из исследованных имеют C_4-путь, из них 125 видов относятся к *Gramineae*, 7 — к *Cyperaceae*, 22 — к *Chenopodiceae*, 16 — к *Amaranthaceae*, 8 — к *Euphorbiaceae*, *Azioceae*, *Compositae*, *Nyctaginaceae*, *Portulacaceae* и *Zygophyllaceae*, и несколько — к *Liliaceae*.

В дальнейших исследованиях было установлено, что растения, обладающие C_4-путем, имеют высокую интенсивность фотосинтеза. Блек (Black, 1971) приводит списки растений, различающихся между собой по интенсивности фотосинтеза.

Однодольные с низкой интенсивностью фотосинтеза:[1] *Agropyron repens*, *Agrostis alba*, *Avena sativa*, *Cyperus alternifolium gracilis*, *Dactylis glomerata*, *Eichhornia crapes*, *Festuca arundinacea*, *Hordeum vulgare*, *Lolium multiflorum*, *Medica mutica*, *Oryza sativa*, *Panicum commutatum*, *Phalaris arundinacea*, *Ph. canariensis*, *Poa pratensis*, *Triticum aestivum*.

Двудольные с низкой интенсивностью фотосинтеза: *Ambrosia artemisifolia*, *A. trifida*, *Arachis hypogea*, *Atriplex hastata*, *Beta vulgaris*, *Brassica nigra*, *Cassia tora*, *Chenopodium album*, *Cnicus benedictus*, *Commelina communis*, *Crotalaria spectabilis*, *Datura stramonium*, *Daucus carota*, *Glycine max*, *Gossypium arboreum*, *G. herbaceum*, *G. hirsutum*, *Helianthus annuus*, *Ipomea* spp., *Jacquemontia tamnifolia*, *Lactuca sativa*, *Medicago arabica*, *Oenothera* spp., *Phaseolus vulgaris*, *Phytolacca americana*, *Plantago lanceolata*, *Pueraria lobata*, *Richardia scabra*, *Sesbania exaltata*, *Sida spinosa*, *Spinacea oleracea*, *Stizolobium deeringianum*, *Vicia sativa*, *Vigna sinensis*, *Xanthium pennsylvanicum*.

Однодольные с высокой интенсивностью фотосинтеза: *Andropogon scoparium*, *A. virginicus*, *Cenchrus ciliaris*, *C. echinatus*, *Cynodon dactylon*, *Cyperus esculentus*, *C. rotundus*, *Dactylon tenium aegyptium*, *Digitaria pentzil*, *D. sanguinalis*, *Echinochloa colonum*, *E. crus-galli*, *Eleusine indica*, *Eragrostis chloromelas*, *E. pilosa*, *Heteropogon contortus*, *Leptochloa dubia*, *L. fusca*, *Panicum capillare*, *P. maximum*, *P. virgatum*, *Paspalum dilatatum*, *P. notatum*, *Pennisetum purpureum*, *Saccharum officinarum*, *Setaria italica*, *S. viridis*, *Sorghum bicolor*, *S. halepense*, *S. vulgare*, *Spartina* spp., *Trichachne californica*, *T. insularis*, *Tripsacum dactyloides*, *Zea mays*.

Двудольные с высокой интенсивностью фотосинтеза: *Amaranthus albus*, *A. edulis*, *A. palmeri*, *A. retroflexus*, *Atriplex rosea*, *A. semibaccata*, *A. spongiosa*, *Gomphrena celsoides*, *G. globosa*, *Kochia childsii*, *K. scoparia*, *Portulaca grandiflora*, *P. oleracea*, *Salsola kali*.

Как видно из приведенных списков, к группе с высокой интенсивностью фотосинтеза относятся в основном растения, обладающие C_4-путем ассимиляции углерода и имеющие тропическое происхождение. Кроме того, они характеризуются определенными анатомическими и физиологическими особенностями. Наиболее полно анатомические и физиологи-

---

[1] Названия растений приведены по Блеку (1971).

Некоторые анатомические и физиологические показатели растений с C_3-C_4-путями фотосинтеза (по Black, 1971)

Показатели	C_3-растения	C_4-растения
Анатомия листа	Нет хлорофиллоносной обкладки	Имеется хлорофиллоносная обкладка
Световое насыщение неттофотосинтеза	Насыщение при 10000—40000 тыс. люксов	Нет насыщения
Максимум интенсивности фотосинтеза, мг CO_2/дм^2/час	15—35	40—80
Оптимум температуры для неттофотосинтеза (°C)	15—25	30—45
Углекислотный компенсационный пункт, %	0.005	0.0005
Ингибирование фотосинтеза и роста кислородом	Есть	Нет
Фотодыхание (гликолатное окисление)	Высокое	Низкое (?)
Скорость транспирации, г H_2O/г сух. веса	450—950	250—350
Основной путь фиксации CO_2 на свету	Цикл Кальвина	C_4-путь + цикл Кальвина
Скорость роста, г сух. веса дм^2/сутки	0.5—2	3—5

ческие признаки, по которым различаются C_4- и C_3-растения (с циклом Кальвина, приведены в сводке Блэка (1971). Они представлены в таблице.

Более подробно на некоторых из этих показателей мы остановимся ниже.

Далее оказалось, что внутри группы растений с C_4-путем фотосинтеза имеет место разделение на подгруппы, различающиеся по первичному продукту фиксации CO_2. Так, Даунтон (Dowhton, 1970) показал, что в листьях сахарного тростника, кукурузы и сорго основным первичным продуктом фотосинтеза является яблочная кислота; эти растения он назвал «малатными». У «аспартатных» же растений, к которым относится просо, а также некоторые двудольные, среди первичных продуктов преобладает аспарагиновая кислота.

Оценивая значение C_4-пути углерода, Хеч (Hatch, 1971) указывает, что перенос CO_2 из воздуха на РДФ-карбоксилазу через дикарбоновые кислоты идет эффективнее, чем непосредственно из атмосферы. Это объясняется тем, что ФЭП-карбоксилаза имеет более высокое сродство к CO_2, чем РДФ-карбоксилаза (Романова, 1968).

Таким образом, к настоящему времени накоплено достаточно убедительных доказательств существования C_4-пути в листьях определенной экологической группы растений.

Локализация ферментов C_4-пути фотосинтеза в клетке

Вскоре после появления первых работ, доказывающих существование нового пути углерода в фотосинтезе, были предприняты многочисленные исследования энзимов, ответственных за осуществление этого цикла.

Слейк и Хеч (Slack a. Hatch, 1967) провели сравнительное изучение карбоксилирующих и других ферментов у растений с С-4 и С-3 путями углерода. Оказалось, что активность ФЭП-карбоксилазы в растениях тропического происхождения в 60 раз выше, чем у растений умеренной зоны, у которых 3-ФГК и фосфорные эфиры сахаров — первичные продукты фиксации CO_2. Было показано, что ФЭП-карбоксилаза служит главным карбоксилирующим ферментом, причем основная часть его активности локализована в хлоропластах. Интенсивность работы РДФ-карбоксилазы в 10 раз ниже у С-4 растений по сравнению с растениями с циклом Кальвина. Остальные ферменты цикла Кальвина: НАДФ-зависимая рода стимулирует синтез гликолата, увеличение же концентрации углекислоты подавляет его (Chollet a. Ogren, 1972).

Таким образом, фотодыхание имеет место как в растениях с первичным образованием 3-ФГК, так и в растениях с C_4-путем. Однако у последних интенсивность «видимого» фотодыхания значительно ниже, что, возможно, объясняется реассимиляцией CO_2 ФЭП-карбоксилазой, локализованной в цитоплазме клеток мезофилла.

Сходство и различие между обменом органических кислот у суккулентов и растений с C_4-путем углерода в фотосинтезе

Обмен органических кислот у растений с C_4-путем на свету имеет некоторое сходство с их метаболизмом у суккулентов. У последних, наряду с усвоением углекислоты на свету, происходит распад органических кислот, причем главным источником углерода для фотосинтеза у них, как и у растений с C_4-путем, является яблочная кислота (Солдатенков, 1971; Чесноков и Мирославова, 1971). Как суккуленты, так и растения с C_4-путем относятся к ксерофитам, которые в ходе эволюции приобрели своеобразные анатомические особенности. Так, у суккулентов листья толстые, их устьица днем практически закрыты, активность ферментов карбоксилирования меняется в течение суток (ночью протекает бета-карбоксилирование, днем — декарбоксилирование). У растений же с C_4-путем с их тонкими листовыми пластинками произошла дифференциация ткани на мезофилл и хлорофиллоносную обкладку и соответствующее пространственное разобщение ферментов фиксации углекислоты.

Как показано с помощью $C^{14}O_2$, в листьях суккулентов образование яблочной кислоты идет следующим образом. При участии РДФ-карбоксилазы $C^{14}O_2$ фиксируется на РДФ, в результате чего синтезируются две молекулы 3-ФГК, из которых одна оказывается меченой. Обе молекулы превращаются в ФЭП, который в свою очередь фиксирует $C^{14}O_2$ и таким путем образует яблочную кислоту. В последней содержание C^{14} в бета- и альфа-карбоксильных группах находится в отношении 2 : 1 (Дэвис и др., 1966).

Не останавливаясь на истории изучения обмена органических кислот, которая изложена в ряде обзоров (Ranson a. Thomas, 1960; Lioret a. Moyse, 1963), коротко опишем схемы, объясняющие превращение органических кислот на свету в листьях суккулентов (в сем. *Crassulaceae*).

1. Яблочная кислота в листьях суккулентов на свету окисляется до CO_2, которая реассимилируется в цикле Кальвина (Lioret a. Moyse, 1963).

2. Распад яблочной кислоты идет в два этапа: декарбоксилирование и включение трехуглеродного остатка в гликолиз, а затем обращение его с образованием углеводов (Ranson a. Thomas, 1960; Белозерова, 1964).

3. По мнению Хейдри (Haidri, 1955), яблочная кислота декарбоксилируется, а выделившаяся углекислота и С-3 остаток входят через ряд реакций в углеводы.

4. Перенос β-карбоксила с яблочной кислоты на РДФ осуществляется путем транскарбоксилирования (Чесноков и др., 1968; Milburn и др., 1968; Чесноков и Мирославова, 1971). Все эти гипотезы нуждаются в углубленных экспериментальных доказательствах, и, в частности, в исследовании пространственной локализации ферментов образования и превращения дикарбоновых кислот в клеточных структурах суккулентов.

Постулирование механизма образования яблочной кислоты путем двойного карбоксилирования имеет существенные недостатки: 1) маловероятно, чтобы углекислота фиксировалась в темноте в хлоропластах РДФ-карбоксилазой с такой же скоростью, как на свету; 2) известно, что ФЭП-карбоксилаза имеет более высокое сродство к CO_2, чем РДФ-карбоксилаза, поэтому, по всей вероятности, сначала углекислота фиксируется на ФЭП.

Поэтому мы предположили существование иного способа образования и распада яблочной кислоты с учетом пространственного разделения соответствующих ферментов в клетках листьев суккулентов.

1. Фиксация углекислоты идет в цитоплазме так: ФЭП+CO_2 → → ЩУК → яблочная кислота, которая перемещается в вакуоль.

2. «Малик»-энзим и ферменты цикла Кальвина локализованы в строме хлоропласта. Яблочная кислота, транспортируемая из вакуоли в хлоропласт, ингибирует ФЭП-карбоксилазу по принципу обратной связи, тем самым фиксация углекислоты на свету оказывается ограниченной.

3. Углекислота, выделившаяся с помощью «малик»-энзима, реассимилируется на РДФ без участия фермента транскарбоксилирования и, таким образом, начинает работать цикл Кальвина.

4. Вполне вероятно, что C_3-остаток параллельно с указанным процессом используется на синтез углеводов путем включения его в цикл Кальвина.

Гипотеза пространственного разграничения ферментов карбоксилирования может объяснить наличие низкого компенсационного пункта углекислоты и отсутствие видимого фотодыхания, а также идентичность фотосинтетического метаболизма углерода у суккулентов и растений с C_4-путем фотосинтеза.

Эволюция углеродного метаболизма у С-4 растений

Как показано выше, С-4 путь фотосинтеза распространен среди растений различных видов из далеких таксонов, для которых общими являются тропическое происхождение и некоторые особенности анатомии.

То, что С-4 путь углерода — приспособительный признак, приобретенный в ходе эволюции, доказывают следующие факты.

Многие близкородственные виды различаются как по интенсивности фотосинтеза, так и по первичным продуктам фиксации CO_2. Так, в роде *Panicum* для подрода *Eupanicum* характерен цикл Хеча и Слейка, а для подрода *Dichanthellium* — цикл Кальвина (Downton и др., 1969а). Так же различаются представители рода *Atriplex* (Osmond, 1969).

Можно было бы предположить, что все растения тропического происхождения обладают С-4 путем углерода. Однако *Bambuseae* и *Oryzeae*, обитающие во влажных местах, не имеют С-4 пути углерода (Downton, и др., 1969).

Карпилов (1970а) отмечает, что С-4 путь углерода наблюдается у короткодневных видов, сочетающих тропическое происхождение и ксероморфную структуру. Эволюционные аспекты фотосинтеза С-4 растений только исследуются и находятся в стадии разработки.

Как уже отмечалось, у ряда однодольных растений (*Zea mays*, *Sorghum bicolor*) в хлоропластах обкладки наблюдается в онтогенезе редукции гран. По данным Леча (1968, 1969), на начальных этапах развития растений в хлоропластах мезофилла и обкладки имеются граны, но впоследствии в обкладке происходит их редукция. Это же обнаружили Даунтон с сотрудниками (Downton, и др., 1971) у сорго.

Эволюцию кооперативного механизма фотосинтеза С-4 растений описывает Карпилов (1970а, 1971). Он предложил схему, показывающую возможные направления эволюции фотосинтеза у ксерофитов: 1) возникновение густой сети проводящих пучков и компактного мезофилла в листьях; 2) образование хлоропластов в клетках обкладки пучков; 3) развитие системы транспорта ассимилятов между хлоропластами мезофилла и обкладки; 4) локализация крахмалсинтезирующей системы в пластидах клеток обкладки; 5) специализация хлоропластов мезофилла к ФЭП-карбоксилированию и нециклическому фотофосфорилированию; 6) специализация хлоропластов обкладки к циклическому фотофосфорилированию.

Таким образом, по Карпилову виды растений с С-4 путем углерода имели первоначально такой же углеродный метаболизм и структуру фотосинтетического аппарата, как растения с С-3 путем.

Противоположного мнения о месте С-4 растений в эволюции высших растений придерживаются Ли с сотрудниками (Lee и др., 1970). Свои рассуждения авторы основывают на изучении ферредоксина из организмов различных групп. Они считают, что для решения эволюционных вопросов лучшим тестом может служить изучение состава и структуры молекулы ферредоксина. На основе этого соединения они предложили схему, где показано эволюционное положение С-4 растений:

Серные бактерии
↓
Анаэробные нефотосинтезирующие бактерии
↓
Зеленые фотобактерии
↓
Пурпурные фотобактерии
↓
С-4 растения
↓
Водоросли и растения с циклом Кальвина.

Итак, по мнению этих авторов, растения с C_4-путем являются более древними, чем растения с первичным образованием 3-ФГК. Однако это мнение нам кажется неверным, так как в этом случае C_4-путь был бы шире представлен у более примитивных цветковых, чего в действительности не наблюдается (И. М. Магомедов, М. Г. Агаев, неопубликованные данные). Видимо, вопросы эволюции фотосинтеза растений с C_4-путем, необходимо решать, используя данные филогении и основываясь на историческом методе. Мы считаем, что C_4-путь углерода является более поздним приспособительным признаком. Он выработался в ходе становления некоторых более молодых таксонов в определенных эколого-географических условиях на основе зачаточной способности к гетеротрофной фиксации CO_2, присущей всем растениям. Более детальные исследования эволюции фотосинтеза у растений с C_4-путем, позволят решить, какая из точек зрения более правильна.

Заключение

Подводя итог обсуждения рассматриваемого вопроса, выскажем некоторые соображения о направлениях дальнейших исследований механизма фотосинтеза растений с C_4-путем углерода. Противоречивость данных и мнений о функционировании C_4-пути у ксерофитов, возможно, объясняется использованием различных методических приемов для изучения данного процесса. В ближайшем будущем, по всей вероятности, должны появиться новые доказательства существования C_4-пути, причем количество видов растений, обладающих таким механизмом фотосинтеза, может оказаться значительно больше, чем известно в настоящее время.

Наименее освещенными в литературе, на наш взгляд, являются следующие вопросы: 1) транспорт C_4-кислот из клеток мезофилла в клетки обкладки; 2) обратный транспорт C_3-продуктов из обкладки в мезофилл; 3) реакции регенерации ФЭП в клетках мезофилла; 4) количественные данные о соотношении образования яблочной кислоты, НАД и НАДФ-зависимых малатдегидрогеназ и т. д.

Растения с C_4-путем обладают потенциальными возможностями образования большего количества органического вещества при нормальном содержании CO_2 и O_2 в воздухе, чем растения, у которых первичные продукты фотосинтеза синтезируются в цикле Кальвина (Coombs, 1971.) Поэтому исследования механизма фотосинтеза растений с C_4-путем имеют не только большое теоретическое значение для познания фотосинтеза в целом, но важны и для сельского хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаковых. Прилож. 44 к Тр. по прикл. генет. и селекц. — Белозерова Л. С. (1964). Влияние фтористого натрия на фотосинтез, дыхание и превращение органических кислот у суккулентов на свету. Вестн. ЛГУ, 21 : 145. — Вознесенский В. Л. (1971). Углекислотный компенсационный пункт газообмена у хлореллы и кукурузы. В сб.: Фотосинтез и использование солнечной энергии: 105. — Добычина Э. Г. (1970). Паренхимные обкладки проводящих пучков в листьях разных видов злаков (ультраструктура). Бот. ж., 55, 2 : 253. — Дунаева С. Е. (1970). Ультраструктура хлоропластов и суточное распределение в них крахмала у растений, различающихся по степени развития паренхимной обкладки сосудистых пучков. Цитология, 12 : 297. — Дунаева С. Е. (1971). Ультраструктура хлоропластов растений, различающихся первичными продуктами фотосинтеза. Автореф. дисс. — Дэвис Д., Дж. Джованели, Т. Рис. (1966). Фиксация углекислого газа суккулентными растениями. В кн.: Биохимия растений. — Карпилов Ю. С. (1969). Особенности функции и структуры фотосинтетического аппарата некоторых видов растений тропического происхождения. Тр. Молдавск. н.-и. инст. орош. землед. и овощевод., II, спец. вып., 31. — Карпилов Ю. С. (1970а). Фотосинтез ксерофитов. Эволюционные аспекты. — Карпилов Ю. С. (1970б) Об одной группе ксерорезистентных растений, сходных по анатомии листа, фотосинтезу и водному режиму. Тр. Молдавск. н.-и. инст. орош. землед. и овощевод., II 3 : 3. — Карпилов Ю. С. (1970в). Фотодыхание листьев кукурузы. Тр. Молдавск. н.-и. инст. орош. землед. и овощевод., II, 3 : 46. — Карпилов Ю. С. (1972). Участие азота и фосфора в фотосинтетическом метаболизме в связи с его особенносями у различных видов растений. Автореф. докт. дисс. — Карпилов Ю. С., К. Я. Биль, О. Г. Малышев, В. И. Карнаухов. (1970). Особенности фотосистем хлоропластов в мезофилле и паренхимных обкладках проводящих пучков листьев у однодольных и двудольных растений. Тр. Молдавск. н.-и. инст. орош. землед. и овощевод., II, 3 : 25. — Карпилов Ю. С., К. Я. Биль, О. Г. Малышев, В. П. Карнаухов. (1971). Особенности фотосистем хлоропластов клеток мезофилла и паренхимных обкладок проводящих пучков листьев однодольных и двудольных растений. ДАН СССР, 197, 2 : 480. — Карпилов Ю. С., Н. А. Приступа, К. Я. Биль, П. Л. Брик. (1970). Строение фотосинтетического аппарата листьев растений с кооперативным фотосинтезом. Тр. Молдавск. н.-и. инст. орош. землед. и овощевод., II, 3 : 18. — Костычев С. П. и Е. К. Кардо-Сысоева. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР, 6 : 467. — Магомедов И. М. (1969). О новом пути восстановления углерода углекислоты в фотосинтезе. В сб.: Механизмы биологических процессов. ЛГУ : 53. — Магомедов И. М., Л. Б. Ковалева. (1973). О локализации фосфоэнолпируваткарбоксилазы в листьях кукурузы. ДАН СССР, 209, 6 : 1467. — Магомедов И. М., В. С. Сааков. (1973). Спектры второй производной абсорбции мезофильных и агранальных хлоропластов обкладочных клеток листьев кукурузы. Бот. ж., 58 : 8. — Магомедов И. М., В. А. Чесноков. (1970). Локализация образования С-4 дикарбоновых кислот в листьях кукурузы. Рефераты докладов симпозиума «Биохимия и биофизика фотосинтеза». Иркутск : 15. — Магомедов И. М., В. А. Чесноков. (1971). Локализация образования С-4 дикарбоновых кислот в листьях кукурузы на свету. В сб.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. Иркутск : 134. — Приступа Н. А. (1972). Локализация продуктов кратковременного фотосинтеза в тканях листа кукурузы. Физиол. раст., 19, 3 : 536. — Романова А. К. (1968). Биологическое карбоксилирование при фото- и хемосинтезе. Усп. биол. хим., 9 : 265. — Силаева А. М. (1966). Структура и возможная функция хлоропластов клеток обкладки сосудистых пучков. Физиол. раст., 13, 3 : 623. — Солдатенков С. В. (1970). Биохимия органических кислот. — Солдатенков С. В. (1971). Обмен органических кислот у растений. XXX Тимирязевск. чтения. — Солдатенков С. В. и Т. П. Иванова. (1955). Действие света на превращение органических кислот у суккулентных растений. Уч. зап. ЛГУ, 39 : 19. — Тарчевский И. А., Ю. С. Карпилов. (1963). К вопросу о природе продуктов кратковременного фотосинтеза. Физиол. раст., 10, 1 : 229. — Чесноков В. А., С. А. Мирославова. (1971). Обмен углерода в листьях *Bryophyllum daigremontianum* на свету. Тр. Биол. инст. ЛГУ, 21 : 225. — Чесноков В. А., С. В. Солдатенков, А. М. Степанова. (1968). Зеленые растения как собиратели углерода. Вестн. ЛГУ, 9 : 36. — Anderson J. M., N. K. Boardman a. D. Spencer. (1971). Phosphorylation by intact sheath chloroplasts from maize. Biochim. Biophys. Acta, 249 : 253. — Andrews T. J. a. M. D. Hatch. (1969). Properties and mechanism of action of pyruvate, phosphate dikinase from leaves. Biochem. J., 114 : 117. — Andrews T. J., H. S. Johnson, C. R. Slack a. M. D. Hatch. (1971). Malic enzyme and aminotransferases in relation to 3-phosphoglycerate formation in plants with the C-4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Phytochemistry, 10, 9 : 2005. — Baldry C. W., C. Bucke a. J. Coombs. (1969). Light phosphoenolpyruvate dependent carbone dioxide fixation by isolated sugar cane chlorplasts. Biochem. Biophys. Res. Commun., 37 : 828. — Bandurski R. S. (1955). Further studies on the enzymatic synthesis of oxalacetate from phosphorylenopyruvate and carbon dioxide. J. Biol. Chem., 217 : 137. — Bassham J. A. (1964). Kinetic studies of the photosyntethic carbon reduction cycle. Ann. Rev. Plant.

Physiol., 15 : 101. — Berry J. A., W. J. S. Downton a. E. B. Tregunna. (1970). The photosyntetic carbon metabolism of *Zea mays* and *Gomphrena globosa*: the location of the CO_2 fixation and the carboxyl transfer reactions. Canad. J. Bot., 48 : 777. — Bishop D. G., K. S. Andersen a. R. M. Smillie. (1971). Incomplete membrane-bound photosynthetic electron transfer pathway in agranal chloroplasts. Biochem. Biophys. Res. Commun., 42 : 74. — Bjorkman O. a. E. Gauhl. (1969). Carboxydismutase activity in plants with and without β-carboxylation photosynthesis. Planta, 88 : 197. — Black C. C. (1971). Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. Advances Ecolog. Research, 7 : 87. — Black C. C., M. Chen a. R. H. Brown. (1969). Biochemical basis for plant competition. Weed Sci., 17 : 338. — Black C. C., Jr. a. D. C. Mayne. (1970). P_{700} activity and chlorophyll content of plants with different photosynthetic carbon dioxide fixation cycles. Plant Physiol., 45 : 738. — Black C. C. a. H. H. Mollenhauer. (1971). Structure and distribution of chloroplasts and other organelles in leaves with various rates of photosynthesis. Plant. Physiol., 47 : 15. — Bucke C. a. S. P. Long. (1971). Release of carboxylating enzymes from maize and sugar cane leaf tissue during progressive grinding. Planta, 99 : 199. — Calvin M. a. J. Bassham. (1962). The photosynthesis of carbon compounds. — Chen T. M., R. H. Brown a. C. C. Black. (1969). Photosynthetic activity of chloroplasts isolated from bermudagrass (*Cynodon dactylon* L.) a species with a high photosynthetic capacity. Plant Physiol., 44 : 649. — Chen T. M., R. H. Brown a. C. C. Black. (1970). CO_2 compensation concentration, rate of photosynthesis, and carbonic anhydrase activity of plants. Weed Sci., 18 : 399. — Chen T. M., R. H. Brown a. C. C. Black. (1971). Photosynthetic $C^{14}O_2$ fixation products and activities of enzymes related to photosynthesis in bermudagrass and other plants. Plant Physiol., 47 : 199. — Chollet R. a. W. Z. Ogren. (1972). The Warburg effect in maize bundle sheath photosynthesis. Biochem. Biophys. Research. Commun., 118, 3 : 684. — Coombs J. (1971). The potential of higher plants with the phosphopyruvic acid cycle. Proc. Roy. Soc. Lond. B., 179 : 221. — Cooper R. A. a. H. L. Kornberg. (1965). Net formation of phosphoenolpyruvate from pyruvate by *Escherichia coli*. Biochim. Biophys. Acta, 104 : 618. — Downes R. W. (1969). Differences in transpiration rates between tropical and temperate grasses under controlled conditions. Planta, 88 : 261. — Downton W. J. S. (1970). Preferential C_4-dicarboxylic acid synthesis, carboxyl transfer step, and grana configuration in plants with C_4-photosynthesis. Canad. J. Bot., 48 : 1795. — Downton W. J. S., J. A. Berry a. E. B. Tregunna. (1969). Photosynthesis temperate and tropical characteristics within a single grass genus. Science, 163 : 78. — Downton W. J. S., J. A. Berry a. E. B. Tregunna. (1970). C_4-photosynthesis : non-cyclic electron flow and grana development in bundle sheath chloroplasts. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 63 : 104. — Downton W. J. S., T. Bisalputra a. E. B. Tregunna. (1969). The distribution and ultrastructure of chloroplasts in leaves differing photosynthetic carbon metabolism. III. *Atriplex rosea* and *Atriplex hastata* (*Chenopodiaceae*). Canad. J. Bot., 47 : 915. — Downton W. J. S. a. N. A. Pyliotis. (1971). Loss of photosystem II during ontogeny of *Sorghum* bundle sheath chloroplasts. Canad. J. Bot., 49 : 17. — Downton W. J. S. a. E. B. Tregunna. (1968). Carbon dioxyde compensation — its relation photosynthetic carboxylation reactions systematics of *Gramineae*, and leaf anatomy. Canad. J. Bot., 46 : 207. — Edwards G. E., S. S. Lee, T. M. Chen a. C. C. Black. (1970). Carboxylation reactions and photosynthesis of carbon compounds in isolated mesophyll and bundle sheath cells of *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. Biochem. Biophys. Res. Commun., 39 : 389. — El-Sharkawy M. a. J. Hesket. (1965). Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy and CO_2 diffusion resistances. Crop science, 5 : 517. — Forrester M. L., G. Krotkov a. C. D. Nelson. (1966). Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. Plant Physiol., 41 : 422. — Gibbs M., E. Latzko, D. O'Neal a. Sin Hew. (1970). Photosynthetic carbon fixation by isolated maize chloroplasts. Biochem. Biophys. Res. Commun., 40 : 1356. — Graham D., M. D. Hatch, C. R. Slack a. R. M. Smillie. (1970). Light-induced formation of enzymes of the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis in detached leaves. Phytochemistry, 9 : 521. — Haidri S. (1955). Incorporation of malic-$2C^{14}$ and pyruvate acid $2\text{-}C^{14}$ into starch. Plant Physiol., 30, Suppl. VI. — Hatch M. D. (1971). The C_4-pathway of photosynthesis. Evidence for an intermediate pool of carbon dioxide and the indentity of the donor C_4-dicarboxylic acid. Biochem. J., 125 : 425. — Hatch M. D., H. S. Johnson a. C. R. Slack. (1967). Further studies on new pathway of photosynthesis carbon dioxide fixation in sugar cane and its occurence in other plant species. Biochem. J., 102 : 417. — Hatch M. D. a. C. R. Slack. (1966). Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. Biochem. J., 101 : 103. — Hatch M. D. a. C. R. Slack. (1967). The participation of phosphoenolpyruvate synthetase in photosynthetic CO_2 fixation of tropical grasses. Arch. Biochem., 120 : 224. — Hatch M. D. a. C. R. Slack. (1968). A new enzyme for interconversion of pyruvate and phosphopyruvate and role in the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Biochem. J., 106 : 141. — Hatch M. D. a. C. R. Slack. (1969a). NADP-specific malate dehydrogenase and glycerate kinase in leaves and evidence for their location in chloroplasts. Biochem. Biophys. Res. Commun., 34 : 589. — Hatch M. D. a. C. R. Slack. (1969б). Studies on the mechanism of activation and inactivation of pyruvate phosphate dikinase. A possible regulatory role for the enzyme in the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Biochem. J., 112 : 549. — Hatch M. D. a. C. R. Slack. (1970). Photosynthetic CO_2-fixation pathways. Ann. Rev. Plant Physiol., 21 : 141. — Hatch M. D., C. R. Slack a. T. A. Bull. (1969). Light-induced changes in the content of some enzymes of the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its effect on other characteristics of photosynthesis. Phytochemistry, 8 : 697. — Hilliard J. H. a. S. H. West. (1971). The association of chloroplast peripheral reticulum with low photorespiration rates in a photorespiring plant species. Planta, 99 : 352. — Jackson W. A. a. R. J. Volk. (1970). Photorespiration. Ann. Rev. Plant Physiol., 21 : 385. — Johnson H. S. a. M. D. Hatch. (1968). Distribution of the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its occurence in dicotyledonos plant. Phytochemistry, 7 : 375. — Kortschak H. P., C. E. Hartt a. G. O. Burr. (1965). Carbon dioxide fixation in sugar cane leaves. Plant Physiol., 40 : 209. — Laetsch W. M. (1968). Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C_4-dicarboxylic pathway of photosynthetic CO_2 fixation. Amer. J. Bot., 55 : 875. — Laetsch W. M. (1969). Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon-fixation pathways. Sci. Progr. (Oxf.), 57 : 323. — Laetsch W. M. (1971). Chloroplast structural relationships in leaves of C_4 plants. In: Photosynthesis and photorespiration : 323. — Laetsch W. M. a. I. Price. (1969). Development of the dimorphic chloroplasts of sugar cane. Amer. J. Bot., 56 : 77. — Latzko E., M. Gibbs, L. Laber u. D. O'Neal. (1970). Über den Weg des Kohlenstoffs zwischen Calvin- und Hatch-Slack Cyclus. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 83 : 433. — Lee S. S., J. Travis a. C. C. Black. (1970). Characterization of ferredoxin from nutsedge, *Cyperus rotundus* L., and other species with a high photosynthetic capacity. Arch. Biochem. Biophys., 141 : 676. — Lioret C. a. A. Moyse. (1963). Acid metabolism the cirtic acid cycle and others cycles. Compar. Biochem., 5 : 203. — Liu A. Y. a. C. C. Black. (1972). Glycolate metabolism in mesophyll cells and bundle sheath cells isolated from crabgrass, *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., leaves. Archiv. Biochem. Biophys., 149, 1 : 269. — Mayne B. C., E. G. Edwards a. C. C. Black. (1971). Light reactions in C_4-photosynthesis. In: Photosynthesis and Photorespiration : 361. — Miflin B. J. a. R. H. Hageman. (1963). Demonstration of photophosphorilation by maize chloroplasts. Plant Physiol., 38 : 66. — Milburn T. R., D. J. Pearson a. N. P. Ndegwe. (1968). Crassulacean acid metabolism under natural tropical conditions. New Phytol., 67 : 4. — Moss D. N., E. G. Krenter a. W. A. Brun. (1969). Carbon dioxide compensation points in related plant species. Science, 164 : 187. — Moss D. N. a. P. H. Rasmussen. (1969). Cellular localization of CO_2 fixation and translocation of metabolites. Plant Physiol., 44 : 1063. — Osmond C. B. (1969). β-carboxylation photosynthesis and photorespiration in higher plants. Biochim. Biophys. Acta, 172 : 144. — Osmond C. B. (1971). Metabolite transport in C_4 photosynthesis. Austral. J. Biol. Sci., 24, 1 : 159. — Osmond C. B. a. B. Harris. (1971). Photorespiration during C_4-photosynthesis. Biochim. Biophys. Acta, 234 : 270. — Osmond C. B., J. H. Troughton a. D. J. Goodchild. (1969). Physiological, biochemical and structural studies of photosynthesis and photorespiration in two species of *Atriplex*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 61 : 218. — Ranson S. L. a. M. Thomas. (1960). Crassulacean acid metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol., 11 : 81. — Rhoades M. M. a. A. Carvalho. (1944). The function and structure of the parenchyme sheath plastids of the maize leaf. Bull. Torrey Bot. Club, 75 : 335. — Rosado-Alberio J., T. E. Weier a. C. R. Stocking. (1968). Continuity of the chloroplast membrane system in *Zea mays* L. Plant Physiol., 43 : 1325. — Slack C. R. (1968). The photoactivation of phosphopyruvate synthetase in leaves of *Amaranthus palmeri*. Biochem. Biophys. Res. Commun, 30 : 483. — Slack C. R. (1969). Localization of certain photosynthetic enzymes in mesophyll and parenchyma sheath chloroplasts of maize and *Amaranthus palmeri*. Phytochemistry, 8 : 1387. — Slack C. R. a. M. D. Hatch. (1967). Comparative studies on the activity of carboxylases and enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. Biochem. J., 103, 60. — Slack C. R., M. D. Hatch a. D. J. Goodchild. (1969). Distribution of enzymes in mesophyll and parenchyma sheath chloroplasts of maize leaves in relation to the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Biochem. J., 114 : 489. — Smillie R. M., K. S. Andersen a. D. C. Bishop. (1971). Plastocyanin-dependent photoreduction of NADP by agranal chloroplasts from maize. Febs Letters, 13 : 318. — Tolbert N. E. (1971). Microbodies-peroxysomes and glyoxysomes. Ann. Rev. Plant Physiol., 22 : 45. — Tolbert N. E., A. Oeser, R. K. Yamazaki, K. K. Hageman a. T. Kisaki. (1969). A survey of plants for leaf peroxysomes. Plant. Physiol., 44 : 135. — Walker D. A. a. A. R. Crofts. (1970). Photosynthesis. Ann. Rev. Biochem., 39 : 389. — Woo K. C., J. M. Anderson, N. K. Boardman, W. J. S. Dawnton, C. C. Osmond a. S. W. Thorne. (1970). Deficient photosystem II in agranal bundle sheath chloroplasts of C_4 plants. Proc. Nation. Acad. Sci. U. S. A., 67 : 18.

Ленинградский государственный
университет.

Получено 3 VII 1972.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 [581.9+581.1] (47+57)

АЛЕКСАНДР ФЕДОРОВИЧ ФЛЕРОВ
(К 100-летию со дня рождения)

I. T. VASSILCHENKO AND V. A. FLEROV. ALEKSANDR FYODOROVICH FLEROV (TOWARDS THE CENTENARY OF BIRTH)

А. Ф. Флеров родился 30 мая 1872 г. в сел. Скарятино Тверской губернии в семье врача. В 1891 г. он поступил в Московский университет, где изучал ботанику под руководством К. А. Тимирязева и И. Н. Горожанкина. В 1895 г. окончил университет, выполнив дипломную работу «О зависимости роста растений от кислорода» и был оставлен при кафедре Тимирязева для подготовки к профессорскому званию. В 1898 г. по приглашению В. И. Палладина А. Ф. перешел на работу в Варшавский политехнический институт, где читал курс микробиологии и руководил занятиями по анатомии растений. В 1902 г. он возвратился в Московский университет. Здесь А. Ф. читал курсы географии растений и микробиологии на естественноисторическом факультете и курс общей микробиологии на медицинском факультете. 10 мая 1902 г. А. Ф. защитил в Юрьевском (ныне Тартуском) университете диссертацию «Флора Владимирской губернии» на ученую степень магистра ботаники. При этом Н. И. Кузнецов сделал представление о присвоении А. Ф. Флерову степени доктора ботаники, «учитывая выдающееся значение названной выше работы последнего». Однако это представление по формальным причинам не было принято во внимание. Степень доктора биологических наук без защиты диссертации была присуждена А. Ф. Флерову лишь в 1935 г.

В последующий период А. Ф. занимался преимущественно изучением русских болот и озер и опубликовал серию крупных работ в этой области, за что ему Международной ассоциацией ботанической географии была присуждена премия имени Турнефора и Линнея, а также золотая медаль Московского общества любителей естествознания.

Эти работы позволили Флерову познакомиться с растительностью необъятных просторов нашей родины. В 1902 г. совместно с Б. А. Федченко он опубликовал интересное сочинение под названием «Пособие к изучению растительных сообществ Средней России».

В. Д. Александрова (1969), оценивая эту работу, писала: «. . . необходимо вспомнить опубликованную в 1902 г. замечательную книгу А. Ф. Флерова и Б. А. Федченко „Пособие к изучению растительных сообществ Средней России“. Эта книга . . . написана увлекательным, простым и лаконичным языком, популярно, но одновременно на высоком научном уровне, являясь не компиляцией, не популяризацией чьих-то идей, но оригинальным трудом авторов, которые были выдающимися ботаниками своего времени. Кроме ценных и точных сведений о биологии, морфологии, экологии компонентов сообществ, . . . эта книга, вышедшая на 13 лет раньше первого издания „Растительных сообществ“ В. Н. Сукачева, содержит краткое, очень простое и правильное разъяснение сущности растительного сообщества и систематизированное описание растительности Средней России с точки зрения фитоценолога» (1969 : 145).

В 1905 г. А. Ф. переходит на работу в Петербург в Гербарий Ботанического сада. Вместе с Б. А. Федченко по заданию Переселенческого управления он организует многочисленные экспедиции в Сибирь, Туркестан, на Дальний Восток, а также принимает непосредственное участие в этих работах в Забайкалье и Амурской области.

В 1908 г. Флеров (вместе с Федченко) опубликовал «Флору Европейской России» — первую флору для этой территории (в ее старых границах). В это руководство авторы включили 124 семейства, 831 род и 3542 вида высших растений с 1084 иллюстрациями в тексте. Их выдающийся труд до сего времени сохраняет свое значение. И хотя с тех пор был предпринят ряд попыток создать новую «Флору» для европейской части СССР, они не смогли конкурировать с «Флорой» Федченко и Флерова.

Большое внимание А. Ф. уделял изучению локальных флор. Такого типа флоры известны были и ранее. Вспомним хотя бы известную «Флору Востока Европейской России» С. И. Коржинского (1892). Коржинский, останавливаясь на проблеме локальных флор, писал: «В русской ботанической литературе уже имеется несколько десятков подобных сочинений, трактующих о флоре то отдельных губерний, то±обширных пространств. Слабая сторона огромного большинства этих флор состоит в том, что авторы их вообще смотрят слишком с узкой, односторонней точки зрения на предмет своего исследования» (1892 : 1). Эту ограниченность и попытался преодолеть А. Ф. Флеров. Он публикует серию капитальных монографий: «Окская флора», «Калужская флора», «Флора Владимирской губернии» и ряд других, в которых он по единому плану всесторонне характеризует растительный мир названных районов. Здесь дан исчерпывающий обзор истории ботанических исследований этих районов, причем особо важные работы приводятся в конспективном изложении. Далее следует описание растительного покрова по экостациям и формациям и конспект флоры с цитатами из основных флористических трудов, в которых фигурирует тот или иной вид, с указанием распространения каждого вида, включенного в Конспект, и растительных сообществ, с которыми данный вид связан. Наконец, третью часть этих монографий составляет раздел палеогеографического характера, освещающий историю развития флоры данного района. Каждая монография снабжена многочисленными иллюстрациями, картой растительности и превосходно составленными указателями. Подобная работа требует огромной затраты труда и много времени (разумеется, при наличии и исследовательского таланта).

В 1911 г. А. Ф. был назначен директором Минской болотной станции. Он организовал издание первого в России журнала, посвященного проблеме болот, под названием «Болотоведение». Вклад А. Ф. в изучение и освоение обширных пространств болот является столь значительным, что он по справедливости может считаться «отцом» русского болотоведения.

А. Ф. неоднократно был командирован за границу в лучшие научные центры Германии, Австрии, Швеции, Швейцарии, Италии и Финляндии, где под руководством выдающихся специалистов усовершенствовался в области микробиологии, физиологии растений и болотоведения.

Новый период в жизни А. Ф. открывается с переездом его в 1913 г. на юг — в Новочеркасск, где он занял должность профессора Донского политехнического института по кафедре ботаники. Здесь А. Ф. выступил прежде всего как активный общественный деятель; вместе с В. М. Арциховским и П. А. Кашинским он возглавил инициативную группу передовой донской интеллигенции, добивавшейся открытия в Новочеркасске Донского сельскохозяйственного института. При этом А. Ф. добивался и сохранения сельскохозяйственного факультета (с инженерно-мелиоративным уклоном) в Донском политехническом институте. Флерову была поручена разработка учебного плана нового сельскохозяйственного института. Позднее он получил название Донского института сельского хозяйства и мелиорации, а затем был разделен на два института: Донской сельскохозяйственный и Инженерно-мелиоративный. Жизнь, таким образом, подтвердила правильность мнения А. Ф. в этом вопросе.

А. Ф., работая в Ростове-на-Дону, как всегда большое внимание уделял педагогической работе; в Донском сельскохозяйственном институте он читал курс споровых растений, в Инженерно-мелиоративном институте — курс ботаники. В Ростовском университете он заведовал кафедрой анатомии и физиологии растений с микробиологией.

Дон, Северный Кавказ с их богатейшим растительным миром очаровали А. Ф., и он остался здесь до конца своей жизни, совершая одну поездку за другой (обычно вместе с сыном В. А. Флеровым) в самые интересные районы этого края. Он посетил северо-черноморское побережье Кавказа, для которого составил (в соавторстве с В. А. Флеровым) полный конспект флоры (около 1000 видов). Для Дагестана А. Ф. сделал описание растительности Хасав-Юрта и прилегающих районов, для Прикаспийской Калмыкии — описание растительности (по формациям). Особо следует отметить проведенное им изучение растительного мира плавней Кубани (в связи с проектом их освоения под посевы риса). Помимо описания растительности А. Ф. составил конспект флоры плавней (535 видов). Все эти работы дали ему возможность собрать обширные флористические материалы по территории Дона и Северного Кавказа, и он задумал описать флору названных областей. Но в силу ряда обстоятельств ему удалось опубликовать лишь «Список растений Северного Кавказа (включая Дон, — *И. В.*) и Дагестана» (1938). Список этот имел ряд, быть может, существенных недостатков; но он дал впервые представление о численности флоры этой обширной территории, о распространении всех видов (до 4000), включенных в список, их экологии и практическом значении. В конце списка А. Ф. дал библиографию работ по этим вопросам (973 названия).

А. Ф. был одним из выдающихся деятелей в области охраны природы нашей страны; этому делу он отдавал много времени и сил и имел обширный контингент корреспондентов. В своих трудах он нарисовал безотрадную картину уничтожения лесов, оскудения природы в условиях царской России.

А. Ф. Флеров был великим тружеником науки и патриотом. За время своей более чем 60-летней научной, педагогической и общественной деятельности он внес крупный вклад в развитие отечественной ботаники. Через его искусные руки опытного и мудрого педагога прошли многие тысячи студентов, ставших специалистами. Ботанические исследования А. Ф. содействовали освоению земель многих районов России, а затем Советского Союза. Скончался А. Ф. 13 октября 1960 г. на 89-м году жизни.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. Ф. ФЛЕРОВА[1]

1895. Отчет о летних исследованиях в 1895 году. Годичный отчет МОИП за 1894—1895 год : 14—15.

1896. Краткое руководство к собиранию растений и составление научного гербария. Изд. авторов. М. : 1—23. (Совместно с Б. А. Федченко).

Отчет о летних исследованиях в 1896 году. Годичный отчет МОИП за 1895—1896 год : 11—12. (Совместно с Л. А. Ивановым).

1897. Водяные растения Средней России. Изд. авторов, М. : 1—64. (Совместно с Б. А. Федченко).

Краткий очерк растительных сообществ северо-западной части Владимирской губернии (предварит. отчет). Протоколы засед. МОИП, 1—3. Приложения : 8—14.

Краткое наставление для изучения растительности Владимирской губернии. Владимирск. губернск. ведомости. Часть неофициальная, 3, 1—3.

Образование болот деятельностью водных и болотных растений. В кн.: Юбилейный сборник, изд. Моск. земледельч. школой в память ее семидесятипятилетия 15 августа 1897 года, М. : 62—66.

Отчет о летних исследованиях в 1897 году. Годичный отчет МОИП за 1896—1897 год : 16—17.

Список растений дико растущих и разводимых на Бутырском хуторе М. О. С. Х. и в непосредственно прилегающих к нему местностях, составленный по школьным гербариям и дополненный по другим источникам. В кн.: Юбилейный сборник, изд. Моск. земледельч. школой. Приложение : 1—8.

Pflanzengeographische Skizzen. Torfmoor und Birkenbrüche «Berendejewo» im Wladimirschen Gouvernement. Bot. Centralbl., LXXIV, 1 : 33—39, 65—69, 103—106.

1898. Отчет о летних исследованиях в 1898 году. Годичный отчет МОИП за 1897—1898 год : 21—22.

Очерк растительности Переяславского уезда Владимирской губернии. Протоколы засед. МОИП, 2—3. Приложения : 24—25.

Список цветковых и высших споровых растений Владимирской губернии. Бюлл. МОИП, 13, 12 : 116—183.

1899. Ботанико-географические очерки. 1. «Берендеево болото». 2. «Заболотье. Землеведение, 5 : 1—20.

Влияние условий питания на дыхание грибов. (Предварит. сообщ.). Протоколы засед. МОИП, 3—5. Приложения : 14. Отчет о летних исследованиях в 1899 году. Годичный отчет МОИП за 1898—1899 год : 22—23.

Очерк растительности северо-западной части Владимирской губернии. Матер. к познанию фауны и флоры Российской империи, отд. бот., 3 : 263—283.

Растительные сообщества Переяславского уезда Владимирской губернии. Там же, 3 : 211—261.

Einfluss der Nahrung auf die Athmung der Pilzen. Bot. Centralb., 79 : 282—287.

Ueber Bau und Verbreitung der Coniferen Turkestans. Там же, 77 : 337—338. (Совместно с Б. А. Федченко).

Ueber einen histonähnlichen Körper aus Thymus. Hoppe-Seyler's Zeitschr. physiol. Chemie, 28 : 307 —322.

1900. Ботанико-географические очерки. 2. Образование болот и зарастание озер в северо-западной части Владимирской губернии. Землеведение, 6 : 1—16.

Влияние питания на дыхание грибов. Изв. Варшавск. политехн. инст., 2 : 1—20.

Водяные растения Средней России. 2-е изд. авторов. М. : 1—48, с 32 рис.

О гистоне и парагистоне. Изв. Варшавск. политехн. инст., 2 : 1—10.

Отчет о ботанических исследованиях во Владимирской губернии. Протоколы засед. МОИП за 1900 год, 9. Приложения : 7—8.

Отчет о летних исследованиях в 1900 году. Годичный отчет МОИП за 1899—1900 год : 21—22. (Совместно с Б. А. Федченко).

1901. (Реферат). Нелюбов Д. Н. О горизонтальной нутации у *Pisum sativum* и некоторых других растений. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 31, 2 : 116.

Отчет о летних исследованиях в 1901 году. Годичный отчет МОИП за 1900—1901 год : 23—24.

По поводу реферата о работе А. И. Набоких о возможности роста корней в бескислородной среде. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 51 : 1—232.

(Реферат). Реттлингер А. В. Влияние ранений на образование белковых веществ в растениях. Варшавск. университетск. известия, 4, 2 : 261.

(Реферат). Рогозинский. Распределение азотных веществ в прорастающем горохе. Там же, 4, 2 : 261.

Caulinia fragilis Willd. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 2 : 100.

Isoetes lacustre L. Там же, 2 : 101.

Penicillium purpurogenum n. sp. (Предварит. сообщ.). Тр. Общ. естествоиспыт. при Варшавск. унив., отд. биол., год 11 : 1—6.

Subularia aquatica L. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 2 : 105.

---

[1] Составил В. А. Флеров.

1902. Ботанико-географическая экскурсия во Владимирской губернии в 1901 году. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 3 : 1—5.

Отчет о летних исследованиях в 1902 году. Годичный отчет МОИП за 1901—1902 год : 20—21.

Пособие к изучению растительных сообществ Средней России. М. : 1—184, с 14 рис. (Совместно с Б. А. Федченко).

Руководство к собиранию растений для гербария. Изд. авторов. М. : 1—36, с 3 рис. (Совместно с Б. А. Федченко).

Условия образования пигмента у *Penicillium purpurogenum* Fler. Дневник II съезда Русск. естествоисп. и врачей в СПб. 20—30 декабря 1901 г., 4. СПб. : 109.

Флора Владимирской губернии. Тр. Общ. естествоиспыт. при Юрьевск. унив., 10, М. : I—XII+1—454, 33 рис., 4 карты.

Trapa natans L. во Владимирской губернии. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 3, 3 : 244—250.

1903. Ботанико-географические очерки. 3. Ростовский край. Землеведение, 10 : 193—218. Луговые травы Средней России. Иллюстрированный определитель луговых растений, дико растущих в Средней России. М. : I—XXVI+1—160, с 38 рис.

Отчет о летних исследованиях в 1903 году. Годичный отчет МОИП за 1902—1903 год : 20—21.

Очерк растительности Ростовского уезда Ярославской губернии. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 34. Протоколы засед. за 1903 год : 27—28.

1904. Ботаническое путешествие. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 5, 2 : 1—32.

Краткий отчет о геоботанических исследованиях Калужской губернии в 1904 г. Изд. Калужск. губ. земск. управы : 1—12.

Краткий предварительный отчет о ботанико-географических исследованиях Малоярославецкого уезда в 1903 году. Тр. Оцен.-статист. отд. Калужск. губ. земск. управы, 2 : 1—3.

Материалы по флоре Калужской губернии. 1. Малоярославецкий уезд. Там же, 2 : 9—39, с 9 рис.

Материалы по флоре Калужской губернии. Приокский район. Тартуский, Калужский, Перемышльский и Лихнинский уезды. Там же : 39—56, с 10 рис.

Наставление к собиранию растений и изучению растительности Калужской губернии. Изд. Калужск. губ. земск. управы, ч. 1 : 1—20; ч. 2 : 1—39, с 5 рис.

О связи растительного покрова с почвой. Изд. Калужск. губ. земск. управы : 1—16.

Озера и болота Заклязьминского бора Владимирской губернии. Землеведение, 11 : 289.

Отчет о летних исследованиях в 1904 году. Годичный отчет МОИП за 1903—1904 год : 25—26.

Предварительный отчет о ботанических исследованиях в 1903 году, произведенных по поручению СПб. общ. естествоиспыт. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 35, 1 : 199—203.

1905. Ботаническое путешествие. Тр. Юрьевск. Бот. сада, 6, 2 : 124—125.

Ботанико-географические исследования в Окском бассейне, в 1903 г. Дневник геол. отд. Моск. общ. любит. естествозн., антропол. и этнограф., 3, 6 : 74—78.

Ботанико-географические очерки. Очерк растительности Жигулевских гор. Землеведение, 12 : 141 : 166.

Вопросник для представления отчета о зоологических экскурсиях Комиссии для исследования фауны Московской губернии. Дневник Зоол. отд. Моск. общ. люб. естествозн., антропол. и этнограф., 3, 6 : 113—114. (Совместно с Б. А. Федченко и др.).

Заметка по поводу нахождения *Vallisneria spiralis* L. на Кавказе. Изв. СПб. бот. сада, 5, 5—6 : 204—205.

Заявление Отделению ботаники. Тр. СПб. общ. естествозн., 36, 1 : 73—74.

Об исследованиях растительности Владимирской губернии. Сельск. хоз. и лесовод., 217, 4 : 175—188.

Обзор ботанико-географической литературы по флоре России за 1904 год. Изв. СПб. бот. сада, 5, приложение : 1—35. (Совместно с Н. А. Бушем и др.).

Письмо И. П. Бородину. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 36, 1 : 73.

По поводу заметки читателя. Береговая флора Оки. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 5, 4 : 246.

Учебник ботаники для средних школ, ч. 1 (цветковые растения). Изд. 1-е. М. : 1—98, с 83 рис.; ч. 2 (Споровые растения). Изд. 1-е М. : 1—59, с 39 рис. и 1 цветн. табл. (Совместно с В. Капелькиным).

1906. Докладная записка, в Совет Русского географического общества. Изв. РГО, 40, 5 : 70—71.

К флоре Окского бассейна. (Отчет о ботанических исследованиях в 1906 году). Бот. ж., 3 : 111—119.

Краткие отчеты о геоботанических исследованиях в Калужской губернии за 1905 и 1906. г. Изд. Калужск. губ. земск, упр. : 1—64.

Краткий отчет о ботанических исследованиях в 1904 году, произведенных по поручению СПб. общ. естествоиспыт. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 37, 1 : 5—7.

О ботанико-географических исследованиях в Окском бассейне в 1906 году. Изв. СПб. бот. сада, 7, 1 : 21—26.

О ботанико-географических исследованиях в Приокских губерниях. Годичный отчет МОИП за 1904—1905 год : 15—17.

Обзор ботанико-географической литературы по флоре России за 1905 год. Изв. СПб. бот. сада, 6, приложение : 1—106. (Совместно с Н. А. Бушем и др.).

Отчет о ботанико - топографических исследованиях в Окском бассейне в 1905 году. Изв. СПб. бот. сада, 5—6 : 195—205, с 1 рис.

Предварительный отчет об исследованиях в Окском бассейне в 1905 году. Там же, 1 : 7—10.

Условия образования пигментов у грибов. 1. *Penicillium purpurogenum* Fleroff. Изв. СПб. бот. сада, 6, 3 : 71—89.

Учебник ботаники для средних школ, ч. 1. Изд. 2-е, М. : 1—100, с 94 рис.; ч. 3. Изд. 1-е М. : 1—64, с 60 рис. (Совместно с В. Капелькиным).

1907. Озера Владимирской губернии. Изв. РГО, 40, 5 : 7—8.

По поводу реферата г-на К. Мурашкинского о статье Г. Морозова. Разбор ботанико-географических работ с лесоводственной точки зрения. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 7 : 25—26.

Предварительный отчет о ботанико-географической командировке в 1907 году. Изв. СПб. Бот. сада, 7, 4 : 149—152.

Растительность лугов Окского бассейна. Сельск. хоз. и лесовод., 227, 10 : 74—91.

Растительность Средней России. Растительность Окского бассейна. В кн.: Б. А. Федченко и А. Ф. Флеров. Растительность России, сер. 1, 1—2. СПб. : 1—13, нем. текст : 1—15.

Флора Калужской губернии. Изд. Оцен.-статист. отд. Калужск. губ. земск. упр., ч. 1 : 1—61.

Wasser- und Bruchvegetation aus Mittel-Russland. В кн.: G. Karsten u. H. Schenck. Vegetationsbilder. Vierte Reihe, Heft 8, Taf. 43—48. Jena : 43—48.

1908. Ботанико-географические исследования р. Оки от верховьев до впадения в р. Волгу. Изв. РГО, 43 : 98—109.

Влияние кислорода на рост растений. Русск. бот. ж., 1—2 : 8—19; 3—4 : 101—113.

Зарастание озер и образование болот. В кн.: Инструкция для исследования озер. Изд. РГО : 213—226, с 7 рис.

Засушивание растений. В кн.: Интрукция для исследования озер. Изд. РГО. СПб. : 228—231. (Совместно с Б. А. Федченко).

Заявление о предполагаемых поездках в Средней России для изучения озер и болот. Изв. РГО, 43 : 63—64.

Инструкция для ботанических исследований. Изд. авторов. СПб. : 1—68, с 5 рис. (Совместно с Б. А. Федченко).

К вопросу о передаче Императорского С.-Петербургского ботанического сада в Императорскую Академию наук. СПб. : 1—8. (Совместно с А. А. Фишером и др.).

Краткий отчет и очерк геоботанических исследований, произведенных в 1906 году в Калужской губернии по поручению Калужской гебурнской земской управы. Тр. Оцен.-статист. отд. Калужск. губ. земск. управы, 3, 1 : 1-27.

Краткий отчет о геоботанических исследования в Калужской губернии в 1905 году. Там же : 28—33.

Материалы для флоры Калужской губернии. Ботанико-географический очерк по исследованиям 1905 года. Там же, 3, 2 : 15—64.

Обзор литературы по флоре Калужской губ. Тр. Оцен.-статист. отд. Калужск. губ. земск. управы, 3, 3 : 1—39.

Обзор ботанико-географической литературы по флоре России за 1906 год. Изв. СПб. Бот. сада. Приложения : 1—69. (Совместно с С. М. Вислоухом и др.).

Общий план работ ботанических экспедиций по обследованию переселенческих участков. В кн.: План организации почвенно-ботанических экспедиций для исследования новых колонизационных пространств Зауралья на 1908 год. СПб. : 43—44.

Отчет о геоботанических исследованиях в Тульской губернии в 1908 году. Изд. Тульск. губ. земск. управы: 1—11.

Программа предполагаемых в 1908 году озерно-болотных исследований. Изв. РГО, 48 : 64. Растительность Окской долины. Русск. бот. ж., 3—4 : 146—152; 5—6 : 198—203.

Сообщение об озерах Средней России, их растительности и зарастании. Изв. РГО 44 : 5—6.

(Реферат). Сырейщиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губернии. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 8 : 33—34.

Учебник ботаники для средних учебных заведений, ч. 1. Изд. 3-е, М. : 1—104, с 96 рис.; ч. 2. Изд. 2-е М. : 1—61, с 59 рис. и 1 цветн. табл. (Совместно с В. Капелькиным»; ч. 3. Изд. 2-е. М. : 1—71, с 60 рис.

Ядовитые и съедобные грибы в России. Приложение к журналу «Болезни растений»., 1, 1—2 : 1—31; 3—4 : 33—49. (Совместно с А. А. Еленкиным).

1909. Иллюстрированный определитель растений Сибири, 1. Папоротникообразные. СПб. : 1—61, с 71 рис. и 5 табл. (Совместно с Б. А. Федченко).

К вопросу об организации почвенных экспедиций Переселенческого управления. Вестн. сельск. хоз., 8 : 11—12.

К флоре долины р. Дона. Изв. СПб. Бот. сада, 9, 1 : 1—9.

Наставление к изучению растительности Тульской губернии. Изд. Тульск. губ. земск. управы : 1—5.

О почвенно-ботанических экспедициях Переселенческого управления. Изв. СПб. Бот. сада, 9, 1 : 16.

Учебник ботаники для средних учебных заведений, ч. 1. Изд. 4-е. М. : 1—104, с 96 рис.; ч. 2. Изд. 3-е, М. : 1—61, с 59 рис. и 1 цветн. табл.; ч. 3. Изд. 3-е М. : 1—81, с 60 рис. (Совместно с В. Капелькиным).

1910. Заметка о растительности засек. Русск. бот. ж., 1—2 : 1—4.

Окская флора. Тр. СПб. Бот. сада, 27 : I—XVI, ч.1 : 1—154; ч. 2 : 155—286; ч. 3 : 287—698. Дополнения, указатели : 699—788.

Отчет о геоботанических исследованиях в 1909 году. Изд. Тульск. губ. земск. управы : 1—5.

Отчет о командировке в 1909 году в Среднюю Россию для ботанико-географических исследований и в Сибирь. Изв. СПб. Бот. сада, 10, 3 : 90—91.

Флора Европейской России. СПб. 1—1204, с 1084 рис. (Совместно с Б. А. Федченко).

Учебник ботаники для средних учебных заведений, ч. 2. Изд. 4-е. М. : 1—62, с 59 рис. и 2 цветн. табл. (Совместно с В. Капелькиным).

1911. *Typhaceae*. В кн.: Матер. для флоры Кавказа, ч. 2, 1, Юрьев : 1—3; *Sparganiaceae*. Там же : 3—6; *Najadaceae*. Там же : 30—31; *Scheuchzeriaceae*. Там же : 31—34; *Alismataceae*. Там же : 35—40; *Butomaceae*. Там же : 40—41; *Hydrocharitaceae*. Там же : 41—43. (Совместно с Б. А. Федченко).

Растительность Забайкальской области. Тайга. В кн.: Б. А. Федченко и А. Ф. Флеров. Растительность России. Перв. сер., 4. СПб. : 1—25, с 1—5 рис.; немецк. текст : 27—43.

Учебник ботаники для средних учебных заведений, ч. 1. Изд. 5-е. М. : 1—104, с 96 рис. и 1 цветн. табл.; ч. 3. Изд. 4-е. М. : 1—87, с 64 рис. (Совместно с В. Капелькиным).

1912. (Реферат). Берш. В. Руководство по культуре болот. Болотоведение, 2 : 196—197.

Болотное опытное хозяйство в Лахве. Там же, 2 : 187—189, с 2 рис.

Доклад директора Минской болотной опытной станции А. Ф. Флерова в первом очередном Минском губернском земском собрании 4 февраля 1912 года. Там же, 2 : 190—191.

Доктор А. Бауман. (Некролог). Там же, 3 : 301.

(Реферат) Календарь Хуторянина. Там же, 2 : 197.

К вопросу о культуре рогоза (*Typha latifolia*) на болотах. Там же, 2 : 195—198.

К вопросу об устройстве болотного опытного хозяйства при Минской болотной опытной станции. Там же, 1 : 38—41.

Некоторые данные о болотных почвах Минской губернии. Там же, 1 : 32. (Совместно с Н. А. Тюленевым).

Некоторые замечания по поводу представленной Минским управлением земледелия и государственных имуществ пояснительной записки к проекту гидротехнических работ, потребных для мелиорации участка «Кутутелка» Минской болотной опытной станции. Там же, 4 : 365—374.

Список экспонатов Болотной опытной станции Минского губернского земства на Юбилейной областной сельскохозяйственной и кустарной выставке, устроенной Смоленским обществом сельского хозяйства с 8 августа по 8 сентября 1912 г. Смоленск : 19.

(Реферат) Сытин Леонид. Основание оценки торфяных болот. Болотоведение, 2 : 198—199.

Флора Калужской губернии. Изд. Оцен.-статист. отд. Калужск. губ. земск. упр., ч. 2 : 1—435; ч 3 : 1—264, с 55 табл. рис.

1913. Борьба с сорными болотными травами. 1. Аир (*Acorus calamus*). Болотоведение, 4 : 435—437.

Водная флора Европейской России. Изд. 3-е. М. : 1—65, с 49 рис. (Совместно с Б. А. Федченко).

(Реферат). К вопросу об исследовании лугов и болот. Разультаты работ совещаний, созванных Департаментом земледелия в феврале и марте 1913 г. в Петербурге. Материалы по организации и культуре кормовой площади. Болотоведение, 3 : 352—355.

Е. Я. Сербин. Некролог. Там же, 4 : 431—344.

Удобрения и растительность лугов (Перевод статьи A. Boijeau. In: Journal d'agriculture pratique, t. 1, n° 5, 1913). Там же, 1 : 46—50.

Учебник ботаники для средних учебных заведений, ч. 1. Изд. 6-е. М : 1—104, с 96 рис. и 1 цветн. табл.; ч. 3. Изд. 5-е. М. : 6—87, с 64 рис. (Совместно с В. Капелькиным).

1914. Ботаническое исследование и изучение болотных отложений и торфа. Изучение и исследование болот. 1. Типы болот, их образование и развитие. Там же, 1 : 1—26. Вестн. торфян. дела, 1 : 339—352.

Примерная программа курса «Болотоведение» (Основы изучения болот и их сельскохозяйственного использования). Там же, 2 : 194—195.

Программа и методы исследования и изучения болот. Там же, 3 : 227—241.

Учебник ботаники для средних учебных заведений, ч. 1. Изд. 7-е. М.-Птр. : 1—100, с 56 рис.

1915. О болотах Владимирской губернии. Тр. Владимирск. общ. любит. естествозн. Приложение: Список упомянутых растений : 1—44.

Учебник ботаники для средних учебных заведений, ч. 2. Изд. 5-е. М. : 1—64, с 62 рис. и 2 цветн. табл. (Совместно с В. Капелькиным).

1916. Очерк растительности Хасав-Юртовского округа Терской области. Материалы по обследованию р-на деятельности Доно-Кубано-Терского общ. сельск. хоз. Ростов-н.-Д. : 1—37.

1918. Горькая пшеничная мука. Хозяйство на Дону, 13 : 62—66.|

1919. Организация и выполнение работ по изучению растительности и лугов долины реки Дона в пределах Донского края. В кн.: Материалы по изучению растительности и лугов долины р. Дона в пределах Донского края, 1, Новочеркасск : 1—5.

1924. О русских болотах. Изв. Научн. экспер. торф. инст., 21 —3 : 1—40 (1924), 3—4 : 41—60 (1925).

1925. Систематика и ботаническая география рода *Trapa* L. Изв. Главн. бот. сада, 1 : 1—33.

1926. Естественноисторические условия Анапского р-на. Изв. по опытн. делу Сев. Кавказа, 9 : 90—101.

Обзор видов рода *Trapa* L. и их распространение. Изв. Донск. политехн. инст., 10 : 1—47.

Растительность Северо-Черноморского побережья Кавказа. Анапский район. Тр. Сев.-Кавк. ассоциации н.-и. институтов, 12 : 1—46.

Растительность Северо-Черноморского побережья Кавказа. Растительность полуострова Абрау и побережья Анапа—Новороссийск. Тр. Сев.-Кавк. ассоциации н.-и. институтов, 8 : 1—94. (Совместно с В. А. Флеровым).

1927. Каменный уголь и его происхождение. Новочеркасск : 1—30.

1928. Ботанические исследования Черного моря в 1926 и 1927 гг. В кн.: Обзор деятельности Сев.-Кавк. ассоциации н.-и. институтов за 1926 и 1927 гг., Ростов-н.-Д. : 53—54.

1929. Растительность Рионской низменности. В кн.: Тр. совещания по организации Колхидской опытной станции, с картой растительности, Тифлис : 79—97.

Типы болот в дельте и низовьях Кубани. Торфяное дело, 3—4 : 133—138.

1930. Типы растительности дельты и низовьев реки Кубани и реки Анапки. Тр. Сев.-Кавк. ассоциации н.-и. институтов, 83 : 1—53.

1931. Песчаные ландшафты Черноморско-Азовского побережья Кавказа, их происхождение и развитие. Изв. Гос. геогр. общ., 63, 1 : 21—42.

Степи Северо-Кавказского края. Ростов-н.-Д. : 1—128. (Совместно с В. Н. Баландиным).

1934. Значение пробки в производстве виноградного сока. Тр. Донск. опытн. станц. по виноградарству и виноделию, 2 : 106—114. (Совместно с А. И. Поповой).

1935. Растительный покров Азово-Черноморского края, его характеристика, состояние изученности, значение для народного хозяйства края и план практических мероприятий по дальнейшему изучению и использованию растительности края. Учен. зап. Ростовск. унив., 6 : 95—106.

Растительный покров Доно-Цымлянского песчаного массива. Тр. Донск. опытн. станц. по виноградарству и виноделию, 3 : 126—164.

Степень изученности края в фитоценологическом отношении. Уч. зап. Ростовск. унив., 6 : 31—33.

1936. Растительность Кобулетских болот. Почвоведение, 2 : 211—223.

Растительный покров края и его использование. В кн.: Тезисы докладов на 1 конференции по изучению производительных сил Азово-Черноморск. края. Изд. АН СССР, М.—Л. : 40—41.

1937. Почвенные и агрономические условия Таманского полуострова. Тр. Всеросс. н.-и. инст. виноградарства и виноделия, 5. Ростов-н.-Д. : 136—141.

Растительный покров, почвенные и агрономические условия Таманского полуострова. Там же, 5 : 91—99.

1938. Список растений Северного Кавказа и Дагестана. Изд. Ростовск. гос. унив. : 1—696.

1939. Краткий очерк растительных типов Прикаспийской Калмыкии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 48, 5—6 : 130—143; то же в Учен. зап. Ростовск. унив., биол. сер., 4 : 96—114.

1940. Библиография по флоре Северного Кавказа. Там же : 215—216.

К вопросу о повреждении виноградников морозами. Виноделие и виноградарство СССР, 9—10 : 60.

Краткий очерк растительности земельных угодий коммуны «Светлый путь Ленина» Темрюкского района. Учен. зап. Ростовск. унив., биол. сер., 4 : 204—214.

Микроорганизмы — друзья и враги человека. Ростов-н.-Д. : 1—38, с 23 рис. (Совместно с О. И. Щепкиной).

Список растений Колхидской низменности. Учен. зап. Ростовск. унив., биол. сер., 4 : 135—145.

Список растений Терско-Дагестанских песчаных массивов. Там же, 4 : 146—164.

1946. Растительность Колхидской низменности и ее происхождение. В кн.: Конференция научных работников Дона и Северного Кавказа. Тезисы докл. по хим., геол.-почв. и биол. наукам. Ростов-н.-Д. : 96—97.

1947. Влияние ростовых веществ и алкалоидов на развитие черенков и прорастание семян винограда. ДАН СССР, 58, 4 : 677—679. (Совместно с Е. И. Коваленко).

1948. Местные расы дрожжей в виноделии. Виноделие и виноградарство СССР, 10 : 10—12. (Совместно с Е. И. Коваленко).

О веществах, влияющих на развитие растений. В кн.: Конференция научн. работников Дона и Северного Кавказа. Тезисы докл. по биол. наукам. Ростов-н.-Д. : 19—20 (Совместно с В. А. Флеровым).

О выращивании растений из отделенных от зародыша семядолей. ДАН СССР, 60, 8 : 1437—1439. (Совместно с В. А. Флеровым).

1949. Дрожжи некоторых плодов и ягод и их круговорот в природе. Микробиология, 18, 2 : 163—167. (Совместно с Е. И. Коваленко).

Образование цветов на листьях огородного лука. Природа, 2 : 62—63. (Совместно с В. А. Флеровым).

Получение саженцев с мощной корневой системой. Виноделие и виноградарство СССР, 4 : 27—29. (Совместно с Е. И. Коваленко).

Растительные сырьевые ресурсы Дона и Сев. Кавказа. Научн. конференция, посвящ. 80-летию Ростовск. унив., Тезисы докладов, 1. Ростов-н.-Д. : 69. (Совместно с В. А. Флеровым).

1950. Влияние β-индолилуксусной кислоты на поглощение нитратов корнями чины. ДАН СССР, 71, 5 : 957—958. (Совместно с С. К. Мерджакяном).

1951. Растительность Колхидской низменности. Бюлл. Всесоюзн. н.-и. инст. чая и субтропич. култьур, 1 : 91—123.

Список растений Колхидской низменности. Там же, 4 : 107—143.

1952. Анатомические изменения в тканях черенков виноградной лозы под влиянием α-нафтилуксусной кислоты. ДАН СССР, 85, 2 : 433—436. (Совместно с Е. И. Коваленко).

Влияние α-нафтилуксусной кислоты на передвижение сахаров в черенках виноградной лозы. ДАН СССР, 85, 1 : 221—224. (Совместно с Е. И. Коваленко).

1953. О возобновлении органов у растений. ДАН СССР, 93, 1 : 365—367. (Совместно с В. А. Флеровым).

1956. О влиянии света на анатомическое строение виноградной лозы. ДАН СССР, 110, 6 : 1120—1121. (Совместно с В. К. Агуловым).

О возмещении удаленного основного побега семенодольными пазушными побегами. ДАН СССР, 111, 3 : 713—716.

1957. О прорастании луковиц огородного лука при воздействии некоторыми веществами. Тр. н.-и. биол. инст. Ростовск. унив. 4 : 47—53. (Совместно с В. А. Флеровым).

Растительность Колхидской низменности. Бюлл. Всесоюзн. н.-и. инст. чая и субтропич. культур, 1 : 91—123.

Список растений Колхидской низменности. Там же, 4 : 107—143.

Перу А. Ф. Флерова принадлежит ряд газетных статей научно-популярного характера, из которых наиболее интересными являются: 1) «Моя работа в 1935 году» (газета «Знамя Коммуны», № 30, 1935 г.,); 2) О лекарственных растениях Дона» (газета «Молот», 8 IV 1947 г.); 3) «Друг студентов» (газета «Тимирязевец», № 12, 1963 г.).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Архангельский Н. Н., Г. Р. Матухин, И. Ф. Лященко. (1957). Большой ученый (к 85-летию со дня рождения А. Ф. Флерова). Ж. За Советскую науку, 23. — Доктуровский В. С. (1929). Профессор А. Ф. Флеров (к 35-летию общественной, педагогической и ученой деятельности). Ж. Торфяное дело, 12. — Липский В. И. (1913). С.-Петербургский Ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913), III. СПб. — Матухин Г. Р. (1940). 45-летний юбилей профессора А. Ф. Флерова. Сов. бот. 3. — Матухин Г. Р., И. Ф. Лященко. (1953). Профессор Александр Федорович Флеров. Бот. ж., 4. — Матухин Г. Р., И. Ф. Лященко, Н. Н. Архангельский. (1961). Памяти Александра Федоровича Флерова. Бот. ж., 6. — Новопокровский И. В. (1919). Проф. А. Ф. Флеров. К 25-летнему юбилею его научной деятельности. Ж. Новочеркасск. отд. РБО, 1, 1. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника.

Н. Т. Васильченко и *В. А. Флеров.*

Получено 1 VIII 1973.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ХРОНИКА

УДК (100) (063)553.97

IV МЕЖДУНАРОДНЫЙ КОНГРЕСС ПО ТОРФУ (ФИНЛЯНДИЯ, ОТАНИЕМИ, 25—30 ИЮНЯ 1972 г.)

M. S. BOCH AND V. V. MAZING. IV INTERNATIONAL PEAT CONGRESS (FINLAND, OTANIEMI, JUNE 25—30, 1972)

IV Международный конгресс по торфу был организован Международным обществом по торфу в Отаниеми (вблизи столицы Финляндии — Хельсинки). Девиз конгресса — «Роль торфа на службу человеку и его среды» — хорошо охарактеризовал его тематику и общее направление работы. Согласно опубликованному списку, в работе конгресса участвовало 370 человек (без членов семей) из 23 стран Европы, Северной Америки и Азии. Наиболее крупными делегациями были представлены СССР (90 человек, включая несколько групп научных туристов и группу переводчиков), Финляндия (около 100 человек), ФРГ (45 человек) и Канада (45 человек). В составе советской делегации, организованной Государственным комитетом Совета Министров СССР по науке и технике и возглавлявшейся министром топливной промышленности РСФСР Ю. А. Панкратовым, входили в основном специалисты по торфяной промышленности, мелиорации, торфу и болотам из 12 городов 5 союзных республик (РСФСР, УССР, БССР, Эстонской ССР, Латвийской ССР). Заседания конгресса проходили в здании конгрессов «Диполи», где имеются хорошо оборудованные для больших заседаний и просмотра кинофильмов залы и аудитории. Программа конгресса включала два пленарных заседания (при открытии и закрытии конгресса), заседания секций (утренние и вечерние) в течение трех дней, официальные приемы и экскурсии. Во время конгресса заседали также комиссии Международного торфяного общества и рабочие группы. Работа конгресса протекала в трех секциях: 1) обзор, классификация, изучение и охрана болот; терминология, условные изображения и стандартизация; 2) добыча, уборка, хранение, транспортировка и способы использования торфа и сапропеля для промышленных, сельскохозяйственных и земледельческих целей; техника, химия, физика, биохимия и микробиология торфа и сапропеля; бальнеология; 3) обработка и облесение болот; использование болот для сельского хозяйства и земледелия. Первоначально планировалась организация 5 секций, но из-за небольшого количества докладов некоторые секции были объединены (1-я и 5-я, 2-я и 4-я). Все участники конгресса получили труды (в четырех томах), в которых были опубликованы доклады 1—4-й секций. Кроме того, все они получили путеводители, карты, обзоры состояния различных проблем, проекты всеобщей классификации торфов и болотного словаря (составил В. В. Мазинг, СССР), а также многочисленные проспекты фирм, использующих торф в лесоводстве, садоводстве и т. д. Специально к конгрессу были изданы книги «Болота Финляндии и пути их использования» под редакцией президента конгресса Е. Кивинена, «Экскурсия на Торренсуо» (с подробным описанием этого болота) и «Торфяная промышленность в СССР», изданная Министерством топливной промышленности РСФСР. В фойе «Диполи» была организована небольшая выставка научных достижений в изучении болот и торфа. На берегу залива, неподалеку от зала заседаний, находилась выставка техники для освоения болот и добычи торфа, а также торфяной продукции.

Далее речь будет идти о работе 1-й секции, так как вопросы, связанные с ботаникой, рассматривались именно здесь. В составе советской делегации было только 3 ботаника, принимавших участие в работе этой самой многочисленной (по количеству специалистов) секции: авторы этой статьи и чл.-корр. АН СССР Н. И. Пьявченко.

Работа 1-й секции началась 28 июня (26—27 июня состоялись экскурсии, о которых будет сказано ниже). Всего было заслушано 25 докладов (заявлено больше, но часть докладчиков не приехала).

Доклады были объединены по тематике в 3 группы.

1. Классификация болот, региональные исследования и морфология болот

Эта группа докладов открылась сообщением **Д. Беллами** (Bellamy, Англия, университет г. Дурхем) «Географические и экологические закономерности образования торфяных формаций». Автор сделал зональный обзор болотообразовательных процессов и типичных форм болотных массивов. Предложено следующее деление торфов и болот: первичные, расположенные в различных природных зонах во всевозможных депрессиях ниже уровня грунтовых вод; вторичные, расположенные выше уровня грунтовых вод, и третичные, развивающиеся вне влияния грунтовых вод, но под воздействием вод атмосферных. Автор различает 9 торфяно-болотных зон в Европе и дает очертания и схемы профилей характерных для них болотных массивов. Проводя границы этих зон и на территории СССР, Беллами, однако, не использовал русскую литературу, даже широко известное районирование Н. Я. Каца (выполненное также и для Западной Европы). Поэтому его зоны на территории СССР недостаточно точно отражают истинное расположение болот различных типов, а порой и просто неверны. Так, например, по мнению Беллами, зона аапа-болот простирается сплошным поясом от Финляндии до Урала, тогда как нашими болотоведами на севере европейской части СССР аапа-болота найдены пока лишь в Карелии, на Кольском полуострове и в районе средней Печоры и Верхней Усы.

Е. А. Галкина (СССР, Ленинград) представила доклад «О болотных территориальных единицах», который был зачитан М. С Боч, так как автор на конгресс не приехал. В докладе отражены хорошо известные советским болотоведам взгляды Галкиной, различающей 3 ландшафтные болотные единицы: урочища, системы урочищ и географические фации — генетически однородные участки урочищ или их систем; перечислены основные принципы их классификации.

Н. И. Пьявченко (СССР, Петрозаводск) зачитал доклад «О принципах комплексного изучения болотных биогеоценозов». Он изложил основные положения советской биогеоценологии, в частности болотной. Автор подчеркнул необходимость комплексного изучения болот, рассматривая их как болотные биогеоценозы. Он перечислил основные компоненты биогеоценозов, их свойства и методы их изучения.

Е. М. Брадис и **Т. Л. Андриенко** (СССР, Киев) представили доклад «Болота Украинской ССР», который был доложен В. В. Мазингом по просьбе авторов, отсутствовавших на конгрессе. Были охарактеризованы болота различных районов Украины: Полесья, лесостепи, степи, Карпат. Материалы доклада опубликованы во многих работах авторов.

Х. Уллманн и **А. Штелик** (Ullmann, Stehlik, Австрия, Вена) посвятили свое сообщение описанию своеобразного верхового грядово-мочажинного болота северного типа, расположенного в Альпах (105 км от Вены). В растительном покрове его господствуют *Sphagnum magellanicum*, *Eriophorum vaginatum*, *Pinus mugnus*, иногда встречаются *Sph. fuscum*, *Sph. cuspidatum*, *Rhynchospora alba* и др. Развитие подобного болота в Альпах, где вообще такие болота отсутствуют, объясняется климатическими условиями данного района, сходными с условиями зоны верховых болот Европы. Представляет большой методический интерес применение авторами воздушных шаров для фотографирования болот с небольшой высоты (40 и 240 м).

П. Мур (Moor, Англия, Лондон) сделал доклад о «Начале торфообразования и развитии торфяных залежей в среднем Уэльсе». Были изложены результаты детального стратиграфического и палинологического исследований. Интересным моментом является установление (по пыльце) времени поселения человека в районе Уэльса (около 5 тыс. лет назад). Средняя быстрота роста болот в одних условиях достигает 0.08 см в год, в других (на плоских болотах-плащах) — 0.01—0.03 см.

Ф. Поллет (Pollet, Канада, Ньюфаундленд) в сообщении «Классификация болот Ньюфаундленда» дал хорошую и подробную характеристику болот приморского климата, позволяющую уточнить зональные закономерности болотообразования. Автор различает омбротрофные (верховые), слабоминеротрофные (переходные) и евминеротрофные (низинные) болота. Растительные ассоциации описаны и классифицированы по методу школы Браун-Бланке.

Д. Боутмен (Boatman, Англия, Халл) сделал сообщение об «Озерках плоских болот Шотландии». При сравнении аэроснимков 1946 и 1969 г. удалось проследить расширение площади озерков. Составлены подробные карты с нивелировкой, показывающие колебания уровней грунтовых вод, на основании которых автор предлагает гипотезу возникновения озерков из мочажин. Сходные выводы были сделаны в свое время сотрудниками Гидрологического института в Ленинграде, однако автору эти работы незнакомы.

М. Салми (Salmi, Финляндия, Турку) прочитал доклад «Современные стадии развития бугристых болот в Финляндии». Он рассказал о различных типах мерзлых бугристых болот, которые встречаются на самом севере страны у южной границы распространения островной вечной мерзлоты среди субарктических березовых редколесий. Автор различает 3 типа бугров: «pounu» — маленькие бугорки (до 1 м выс.) с ледяным ядром, «jänne» — бугры в виде гряд (0.5—2 м выс.) и круглые бугры (до 7 м выс.). Все они могут находиться на различных стадиях развития: от самых молодых, до полной дегенерации с возникновением озерка на месте бугра. Возраст наиболее старых бугров определен в 6000 лет, молодых — около 50 лет. Интересен механический бур, которым брались пробы мерзлого торфа: он создан на основе мотопилы, размер челнока 50×6 см.

М. С. Боч (СССР, Ленинград) прочитала доклад «Некоторые проблемы изучения болот в тундре». Была продемонстрирована таблица, составленная на основе исследования болот в различных районах тундровой зоны СССР, в которой отражены основные типы болот тундры и их свойства. Предложено деление болот на гомогенные и комплексные, а последних — на бугристые и полигональные, среди которых различаются реликтовые и современные. Показана приуроченность типов болот к определенным подзонам и полосам тундры.

2. Вопросы охраны болот и связь болот с окружающей средой

Т. Люттиг (Lüttig, ФРГ, Ганновер) в докладе «Роль болот и торфа для окружающей среды и научные и практические результаты, достигнутые в Центральной Европе в этом направлении» сделал обзор принципов охраны болот в Западной Европе. Докладчик подчеркнул, что среда должна служить на благо человеку, а не во вред ему. В Северной Германии когда-то болот было больше, чем в настоящее время и это было плохо. Болота должны вовлекаться в сферу хозяйственного использования (сельскохозяйственная мелиорация, добыча торфа для топлива и сельского хозяйства, строительство дорог и т. п.). Однако часть болот надо сохранить, но в очень ограниченном количестве, не поддаваясь соблазну профессионального эгоизма. Для разумного использования природных ресурсов автор предложил составить карту потенциальных возможностей природы.

В. В. Мазинг (СССР, Тарту) доложил об «Охране природы болот в СССР». Он обосновал причины, в силу которых необходима их охрана (научные и общекультурные, гидрологические, хозяйственные, рекреационные), перечислил формы охраны природы, принятые в СССР (заказники, заповедники, охрана отдельных растений). Было сделано предложение уточнить критерии для подбора болот, требующих охраны; дана информация о работе советской группы «Телма», занимающейся охраной болот.

Д. Гуд (Goode, Англия, Эдинбург) остановился на «Критериях охраны болот, принятых в Англии». В этом очень содержательном докладе были перечислены основные типы болот Англии (котловинные, долинные, выпуклые верховые, болота-плащи) и описаны особенности их растительности. Для охраны намечены болота-эталоны этих типов в различных частях страны, а также болота с интересной стратиграфией, служащие объектом научных исследований и учебных экскурсий и другие болота с редкой, необычной для данных районов стратиграфией, гидрологией и т. п.

П. Хорнбург (Hornburg, Норвегия, Осло) доложил о «Национальном плане охраны болот в Норвегии». Он ознакомил с результатами соответствующей работы. Пока что в стране, где болота занимают 3 млн га, имеются 3 болотных заповедника; предлагается охранять еще 63 отдельных болотных объекта.

Р. Руухиярви (Ruuhijärvi, Финляндия, Хельсинки) сделал доклад на тему «Многогранное использование болот в Финляндии и их охрана». Он рассмотрел основные типы болот страны и формы их использования (доклад сопровождался показом великолепных цветных диапозитивов с изображением болот этих типов). По мнению докладчика, объектами охраны должны служить болотные массивы и их системы в целом, определенные типы болот как эталоны, флора и фауна болот. Для заповедания намечено около полмиллиона га болот. В настоящее время в стране подлежит охране 200 000 га болот, сосредоточенных в 20 районах. Однако пока не все эти болота удалось включить в список охраняемых объектов, чему препятствует частная собственность на многие из них.

П. Фини и **Н. Редфорт** (Pheeney, Radforth, Канада, Нью-Брансуик) сделали доклад «Продукты распада органохлоридов на болотах Нью-Брансуика». Они показали распространение ДДТ и продуктов его распада в торфах и пути его миграции, вплоть до самых глубоких слоев торфа. Выяснено, что ДДТ при анаэробном разложении образует еще более токсичные соединения, которые долго сохраняются в торфе.

С. Роджерс и **Д. Беллами** (Rogers, Bellamy, Англия, Дурхем) доложили об «Использовании торфа и его охране на примере истории одного болота». Описано интересное болото, которое было осушено и частично разработано около 300 лет назад. В настоящее время это бросовые земли, которые нуждаются в охране, так как здесь встречаются редкие и интересные виды животных и растений.

В разделе «Экология и палеоэкология» был заслушан ряд докладов.

Д. Стюарт и **Р. Ридер** (Stewart, Reader, Канада, Виннипег) сделали обобщающий доклад «О некоторых вопросах продуктивности: динамика аккумуляции на болотных территориях». Установлено, что воздушно-сухой вес опада 5 видов кустарничков составляет 49% от ежегодной продукции болот. Однако в процессе аккумуляции накапливаются несосудистые растения (мхи), которые более устойчивы к процессам разложения. В течение одного года продукция болот, достигавшая 1942 г/м^2, уменьшилась до 1428 г/м^2 в результате процесса разложения. По расчетам, ежегодный прирост торфа достигает 0.03 см/год.

М.-Л. Корпияакко и **Н. Редфорд** (Korpijakko, Radforth, Канада, Нью-Брансуик) сделали доклад «О послеледниковом развитии болот в провинции Нью-Брансуик». Они показали различия в развитии болот на побережье и во внутренних районах страны.

А. Палчиньский (Pałczyński, Польша, Вроцлав) прочитал доклад «Перспективы развития палеофитосоциологии в свете новых методов, применяемых в Польше». Палеофитосоциология — новая отрасль болотоведения, изучающая ассоциации, отложившие торфа и реконструированные на основе идентификации плодов, семян и растительных остатков, сохранившихся в торфе. Дальнейшее развитие этой науки зависит от совершенствования методов распознавания растительных ассоциаций, образующих торфа.

3. Вопросы изучения торфов и торфяных ресурсов

В. Баден (Baden, ФРГ, Ганновер) сделал доклад «Предложения по классификации болот и торфов с точки зрения прикладного болотоведения» (имелось в виду прежде всего их сельскохозяйственное использование). Докладчик изложил проект классификации, принятый «Германским обществом почвоведения», и дал обоснование и определения основных понятий. Торфяные почвы подразделяются на порядки (нетронутые и измененные человеком), далее на секции и классы (по мощности залежи), типы, подтипы и разновидности (по характеру профиля и степени разложения растительной массы).

Н. Редфорт (Radforth, Канада, Нью-Брансуйк) сделал доклад «Соотношение между искусственной и естественной классификации болот». Он изложил принципиальную схему критериев (без конкретной классификации), подчеркнув, что все классификации полезны, но главное — признаки, связанные с характером окружающей среды.

Н. Т. Король (Москва) и **И. И. Лиштван** (СССР, г. Калинин и Москва) представили доклад «Коррелятивные взаимоотношения между составом и свойствами торфов». Изложены хорошо знакомые советским болотоведам положения авторов о связях различных свойств торфа, выраженных уравнениями.

В. Пуустярви (Puustjärvi, Финляндия, Хельсинки) сделал сообщение «Классификация торфов и продукция из них». Докладчик ознакомил с классификацией, разработанной группой финских специалистов на основе рекомендации симпозиума, состоявшегося в Хельсинки в июне 1971 г. В этой схеме основное подразделение торфов производится по ботаническому составу и степени их разложения; вспомогательные критерии — трофность и структура торфа (в советской классификации значение этих критериев почти противоположное!).

И. Ф. Ларгин (г. Калинин) сделал доклад «Строение торфяной залежи и свойства, зависящие от условий торфообразования». Он изложил общепринятую в СССР классификацию типов залежей с делением их на подтипы и виды.

В. Д. Марков (Москва) сделал доклад «Торфяные ресурсы СССР и современные методы их определения». Был дан общий обзор торфяного фонда СССР в целом и по зонам. Рассматривались также аэрометоды и новые пути усовершенствования наземных методов (механизация).

Е. Корпияакко и Н. Редфорт (Korpijaakko, Radforth, Канада, Нью-Брансуйк) прочитали доклад «Применение мультиспектральной фотографии при определении болот». Рассматривались преимущества цветной инфракрасной фотографии при съемках с самолета или вертолета с высоты 100 и 300 м. Этот метод дает возможность определить не только характер растительного покрова, но и степень его жизненности и поврежденности, водный режим болота и т. д.

Д. Вулно, Е. Корпияакко и Н. Редфорд (Woolnough, Korpijaakko, Radforth, Канада, Нью-Брансуйк) сделали доклад «Автоматическое универсальное картирование ресурсов применительно к болотам». Они рассказали об очень интересной программе автоматизации процессов картирования и дешифрирования аэрофотоснимков с применением счетно-решающих устройств. Аэрофотоснимок сканируется автоматическим микродензитометром и результаты анализируются машиной.

Во время заседания секции состоялся просмотр фильма Д. Беллами (Англия) о природе болот, который демонстрировался по лондонскому телевидению. Состоялось также заседание членов группы «Телма» по охране болот, в котором приняли участие около 40 представителей различных стран. Каждая национальная группа этого проекта представила обзор о деятельности по охране болот в своей стране. Оказалось, что наиболее успешно идут работы по проекту «Телма» в европейской части СССР, скандинавских странах, ГДР, Польше и Великобритании. В капиталистических странах тормозом является недостаток средств для проведения необходимых рекогносцировочных исследований и сопротивление мерам охраны со стороны землевладельцев. Особенно медленно эти работы продвигаются в Канаде и США, где сосредоточены основные болотные массивы Западного полушария. Следующее заседание группы «Телма» предполагается провести в 1975 г. в Ленинграде во время XII Международного ботанического конгресса.

В дни работы конгресса Н. И. Пьявченко и авторы заметки посетили Ботанический институт университета г. Хельсинки, где директор, проф. А. Калела, ознакомил нас с проводимыми там работами и гербарием.

На заключительном пленарном заседании 30 июня выступили с обзорами о работе секций их председатели. Было отмечено отсутствие единой точки зрения по вопросам классификации торфа и болот. Этот вопрос был отложен до следующего рабочего совещания. V Международный конгресс по торфу намечено провести в 1976 г. в Польше.

До конгресса и после него состоялись экскурсии по 7 маршрутам. Один из авторов в качестве туриста принял участие в экскурсиях, организованных для туристской группы СССР. Был посещен ряд торфопредприятий: фирмы «А/О Кюмен» близ Коувола (в юго-восточной Финляндии), фирмы «Сатотурве» близ Еурайоки (на западном побережье страны) и фирмы «Суо» близ Тампере. В основном во время этих экскурсий демонстрировались различные машины для подготовки болот к торфодобыче, для добычи торфа, его уборки, упаковки и транспортировки. Кроме того, группа туристов посетила города Лахти, Пори, Тампере, Турку и другие, где ознакомилась с местными достопримечательностями. Другой автор, делегат конгресса, *участвовал в двух экскурсиях по болотам Финляндии: в юго-западной части страны* (двухдневная экскурсия) и в ее восточной части — в Финской Карелии (трехдневная экскурсия). Были показаны типичные верховые и аапа-болота, болота с редкими растениями. Обсуждались результаты и эффективность осушения болот различных типов. Во время экскурсии были посещены различные города, новый университет в г. Иоенсуу.

Конгресс показал новые прогрессивные направления в изучении болот и торфа, в его трудах содержится большая информация о природных особенностях болот многих районов мира. К сожалению, советские болотоведы не смогли должным образом представить на конгрессе свои достижения, так как советская делегация формировалась в основном за счет работников торфяной промышленности. Между тем значительное внимание на конгрессе уделялось также вопросам природы и охраны болот.

Финские коллеги проделали очень большую работу по подготовке конгресса. Конгресс был прекрасно организован, всем его участникам был оказан самый теплый и дружественный прием.

М. С. Боч и *В. В. Мазинг.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Тартуский государственный университет.

Получено 20 III 1973.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК (47+57)58 : 006.22 (470.66)

В ЧЕЧЕНО-ИНГУШСКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (ИТОГИ РАБОТЫ ЗА 1969—1972 гг.)

A. I. GALUSHKO. IN THE CHECHENO-INGUSH DIVISION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

23 I 1973 на заседании Президиума Всесоюзного ботанического общества был заслушан отчет о работе Чечено-Ингушского отделения ВБО за 1969—1972 гг. Данная информация написана в соответствии с постановлением Президиума о публикации отчета в «Ботаническом журнале».

Чечено-Ингушское отделение ВБО организовано 29 I 1969 г. В том же году был рассмотрен и утвержден Советом Министров ЧИАССР устав Отделения. В период организации Отделение насчитывало 11 членов, в конце 1972 г. — 36 членов, т. е. выросло втрое. Пожалуй, этим числом возможности ЧИАССР исчерпываются. Членов-коллективов нет. Средства Отделения слагаются исключительно из членских взносов. На протяжении трех лет они не тратились, предназначаясь для издательской деятельности.

Руководящие органы Отделения переизбирались трижды, состав не менялся: председатель Отделения — проф. А. И. Галушко (зав. кафедрой ботаники Чечено-Ингушского университета — ЧИГУ), ученый секретарь — ст. преподаватель ЧИГУ В. М. Прима, казначей — ст. преподаватель ЧИГУ Н. Головлева. Помимо сотрудников кафедры ботаники членами Отделения являются научные сотрудники Республиканской сельскохозяйственной станции и два учителя школ г. Грозного.

Работа Чечено-Ингушского Отделения направлена на изучение растительного покрова всего Северного Кавказа. Такая ориентация не была случайной. Будучи небольшой территорией, Чечено-Ингушетия не может изучаться «в себе». Это не значит, конечно, что проблемы Чечено-Ингушетии нами игнорировались. Напротив, они занимали центральное положение, но рассматривались не изолированно, ибо Чечено-Ингушетия только часть Северного Кавказа.

Необходимость изучения любого малого региона одновременно с исследованием целой области (в частности, Чечено-Ингушетии и всего Северного Кавказа) определяется многими причинами, прежде всего их слабой изученностью. Свидетельством недостаточной изученности этих территорий служат многочисленные находки последних лет, в том числе видов, возможность произрастания которых на Северном Кавказе не допускалась или ставилась под сомнение. Это виды *Cicer*, *Pyrethrum*, *Odontites* (указаны ниже). Немало оказалось видов, которые ранее были известны в одном-двух пунктах, а теперь считаются обычными в ряде районов (например, нахождение дагестанских видов в Центральном Кавказе и центральнокавказских — в Дагестане). Все это заставляет пересматривать старые флорогенетические построения.

Северный Кавказ, вопреки укоренившемуся мнению, — слабо изученная область, меньше изученная, чем Закавказье, Карпаты и все равнины европейской части СССР. Что касается Чечено-Ингушетии, то ею вообще никто по-настоящему не занимался. Достаточно указать, что Центральный Кавказ (Кабардино-Балкария, Северная Осетия) после И. А. Гюльденштедта (1773) посетило более сотни крупных исследователей и коллекционеров. Почти так же обстоит дело с Дагестаном. В Чечено-Ингушетии были: П. С. Паллас (1793) — по пути из Астрахани в Пятигорье, В. И. Липский (1889, 1890), изучавший флору Герского и Сунженского хребтов и особенно Затеречья, Н. И. Кузнецов (1889), побывавший в районе оз. Кезеной-Ам по пути в Дагестан, Г. И. Радде и Е. Кёниг (1894), также посетившие район оз. Кезеной-Ам и ущелье р. Чанты-Аргун. Этими именами список первопроходцев, пожалуй, и исчерпывается. Как ни странно, но никто до последних лет не посетил реки Шаро-Аргун, Гехи, Фортангу.

Не случайно, что во флоре Центрального Кавказа насчитывается 150 эндемов, в Дагестане — более 200, а во флоре Чечено-Ингушетии — пять, из них два заходят в соседнюю Осетию. Если взять любой том «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма и посмотреть карты, отметив, что известно для Чечено-Ингушетии, и сравнить с тем, что там растет фактически, то неизученность этой области станет очевидной. Например, в 7-й том, вышедший в 1967 г., включено 1312 видов, для Чечено-Ингушетии приводится 87 (большей частью указываются одно-два местонахождения). 75% видов из этих 87 — обитатели равнин. Фактически же здесь встречается 305 видов. Во «Флоре Кавказа» для ЧИАССР не отмечены даже такие виды, как *Astrantia trifida* Hoffm., *Chaerophyllum millefolium* DC., *Torilis japonica* (Houtt.) DC., *Carum carvi* L., хотя нет ни одного луга, ни одной долины от нижнего горного до субальпийского пояса, где бы не встречался тмин. Не приводятся *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, нет упоминания о *Scrophularia rupestris* Bieb., обитающем на всех скалах, во всех ущельях. Не отмечается заполняющий все леса Чечено-Ингушетии, от равнин до низкогорий, *Lithospermum purpureo-coeruleum* L., а также *Lamium maculatum* L. Аналогичное положение с *Trigonosciadium* (?) *komarovii* (I. Mand.) Tamamsch., *Gentiana grossheimii* Doluch.; даже *Primula cordifolia* Rupr., *Cerinthe alpina* Kit., *Swertia iberica* Fisch. et Mey., *Rhododendron luteum* Sweet и те отмечаются лишь для двух пунктов. Если Северный Кавказ с ботанической точки зрения представляется «заброшенной территорией», то Чечено-Ингушетия — это terra incognita.

До последних лет в Чечено-Ингушетии не собирались *Vaccinium arctostaphylos* L.. *Campanula lactiflora* Bieb., *Albovia tripartita* (Kalenicz.) Schischk., *Acer laetum* C. A. Mey., *Periploca graeca* L. и многие другие виды, находки которых в последние годы заставляют по-иному взглянуть на закономерности распространения мезофильных элементов в пределах Терской области.

Как было сказано выше, главное направление научной работы ботаников ЧИАССР — изучение растительного покрова этой республики и Северного Кавказа в целом. Поставленная задача требовала новых сборов и экспедиций. Всего за три года было проведено три экспедиции: в 1970 г. — по ЧИАССР, в 1971 г. — по Дагестану, ЧИАССР (ущелье р. Армхи) и в Северную Осетию, в 1972 г. — по ЧИАССР, в район Эльбруса и на известняки Западного Кавказа. Все экспедиции связаны единой целью и дополняют одна другую. Посещение Осетии, Предэльбрусья и Западного Кавказа вызвано необходимостью решения общесеверокавказских проблем.

Указанные экспедиции оказались плодотворными. Не говоря о том, что за три года собрано 28 видов, ранее не известных ни на Восточном Кавказе, ни вообще на Большом Кавказе (например, *Cicer minutum* Boiss. et Hohen., *Pyrethrum kotschyi* Boiss.), было найдено 15 видов, оказавшихся новыми для науки; правда, на территории ЧИАССР таких видов три, остальные из Дагестана, Центрального Кавказа и Западного Кавказа.

Одним из объектов, который исследовался в первые годы деятельности Отделения, был Итумкалинский рефугиум. Кроме Радде (1894), здесь из ботаников почти никто не бывал. Радде (1895) лишь отметил, что в окрестностях Итумкале (крепость Евдокимовская) имеется «маквис». Новые исследования показали, что Итумкалинский рефугиум представляет исключительный научный интерес, что это хранилище разных по происхождению и возрасту флор. Наличие рефугиумов ксерофитных флор (именно таким и является Итумкалинский рефугиум) в Центральном Кавказе — не новость. Но там они в общем хорошо изучены. Итумкалинский рефугиум, по р. Аргун, и Таргимский, по р. Ассе, исследовались впервые. Сейчас упомянутые рефугиумы соединяют цепочку аридных котловин Предэльбрусья, начинающуюся от Кубани, в единое целое с Дагестаном, что не было известно. Нахождение новых аридных котловин показывает, что распространение ореоксерофитов Северного Кавказа является прерывисто-непрерывным; хотя упомянутая цепочка состоит из изолированных звеньев, но они представляют собой фрагменты одной цепи (рис. 1). Изучение флор аридных котловин Карачая, Балкарии, Осетии и Чечено-Ингушетии показало, что эти флоры, повторяя друг друга, образуют две более или менее четко обозначенные группы: 1) западная, которую мы (1969) относили к особому Палеоэльбрусскому (ПЭ) округу (группе районов), этот округ тянется до Терека; 2) восточная, выделяемая нами по аналогии с первой группой в Палеодагестанский (ПД) округ (группу районов). К Палеодагестанскому округу относятся котловины с широким развитием шибляка и преобладанием термоксерофитов. Особенно этим отличается Итумкалинский рефугиум с шибляком из *Paliurus spina-christi* Mill., *Colutea orientalis* Mill., *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey., *Spiraea hypericifolia* L., иногда с *Berberis vulgaris* L. и очень часто с *Astragalus denudatus* Stev. Для первых двух видов район Итумкале — крайняя западная часть ареала (на Северном Кавказе). Все эти виды для района Итумкале ранее не отмечались. Помимо шибляка имеются фриганоидные формации с *Salvia daghestanica* Sosn.

Термофильный характер шибляка по р. Аргун, заросли *Paliurus spina-christi* на восточной окраине Терского хребта и в предгорьях Дагестана, наличие *Colutea orientalis* в районе Махачкалы и в Закавказье, периодическое вымерзание христовой колючки в районе Грозного, а также наличие аридных котловин между Дагестаном и Кубанью — все это говорит о существовании в недалеком прошлом более жаркого и сухого климата. Судя по некоторым признакам, — это средний голоцен. Факт аридизации климата в голоцене в общем отрицать трудно, хотя подобные попытки и делаются. Вопрос о расселении ксерофитов Северного Кавказа остается трудным. Известно, что Н. И. Кузнецов (1890, 1909) считал, что дагестанские виды расселялись через горы по юрской депрессии. Однако большинство исследователей, в том числе современных, с этим положением Кузнецова не соглашаются, так как водоразделы между аридными котловинами (занимающими сейчас днища речных долин) лежат в границах субальпийского пояса, физико-географическая обстановка которого представляет непреодолимое препятствие для ксерофитов.

Итумкалинский шибляк показывает, что расселение ксерофитов происходило через низкогорья и равнины и что каждое ущелье вплоть до Кубани заселялось независимо. Следовательно, выводы Кузнецова неправильны, во всяком случае для ряда районов. Таких доказательств обнаружено немало: *Astragalus aureus* Willd. — на Бештау, *Cerasus incana* (Pall.) Spach — на Машуке. Однако доказательства эти лишь кажутся отвергающими. Посещение оз. Кезеной-Ам в 1969 и 1970 гг., особенно окрестностей развалин с. Хой, лежащих на высоте 1800 м, показало, что там растут *Cephalaria dagestanica* Bobr., *Erodium fumarioides* Stev., *Psephellus salviifolius* Boiss., *Muscari pallens* Bieb., распространение которого мы также связываем с аридным климатом. Развалины Хоя лежат на 360 м ниже перевала Харамя, отделяющего Дагестан от области Терека. Это представляется реальным доказательством существования не одного, а двух путей расселения ксерофитов, доказательством того, что Кузнецов был все-таки прав, хотя лишь отчасти. Ксерофиты бывают разные. Одним путем расселялись термоксерофиты. Путь их пролегал через равнины и низкогорья. Следы расселения этих растений могли сохраниться лишь в низкогорьях, в местах, имеющих жаркий климат в настоящую эпоху. Их убежищем, при том единственным в Терской области, является Итумкалинский рефугиум, расположенный на высоте 710—850 м над ур. м. Если бы данное убежище не находилось так низко, здесь не было бы ни шибляка из *Paliurus spina-christi*, ни шибляка из *Rhamnus pallasii*. Вторым путем расселялись такие ксерофиты, как *Cephalaria dagestanica*, *Erodium fumarioides*, *Psephellus salviifolius*. Их сейчас нет в районе Итумкале, но они обычны в аридных котловинах Балкарии и Предэльбрусья, лежащих на высоте 1100—1800 м над ур. м. Учитывая консерватизм экологии видов, отмеченную закономерность в распространении термо- и криоксерофитов нельзя игнорировать или считать случайной. К этому выводу нас приводит нахождение *Astragalus aureus* в верховьях р. Кыртык на высоте 2500 м, *Rosa spinosissima* L. на Ташлы-Сырте на высоте 2800 м, а также посещение горы Бабадаг (В. М. Прима), по склонам которого *Astragalus aureus* проникает до высоты 3100 м. Это намного выше перевала Харамя. Отмеченные факты — неопровержимые доказательства возможности расселения ксерофитов (из числа криоксерофитов) через перевалы. Ведь островок ксерофитов по р. Кыртык лежит на 700 м выше с. Хоя, а на хребте Ташлы-Сырт — на 300 м выше перевала Харамя. Особое значение для решения данного вопроса имеет не столько присутствие тех или иных ксерофитов в районе Итумкале, сколько отсутствие там криоксерофитов. Возможность расселения ксерофитов по юрской депрессии могла бы быть поставлена под сомнение только присутствием криоксерофитов в низкогорных рефугиумах наряду с термоксерофитами.

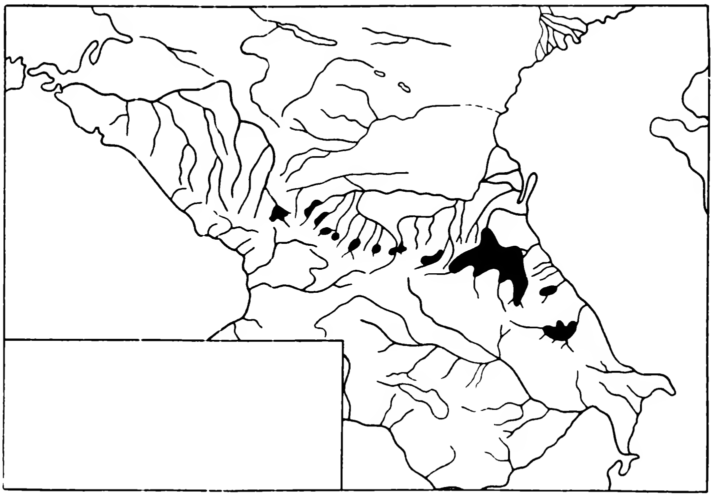


Рис. 1. Область распространения ореоксерофитов Северного Кавказа.

В связи с этим представляют интерес находки на Андийском хребте, на высоте 2400 м, в частности *Apterigia pumila* (Stev.) Galushko и *Symphyoloma graveolens* C. A. Mey. Они, как и ксерофиты Хоя, — свидетели сдвига поясов, правда, в другом направлении, но это несущественно. О сдвиге поясов говорят находки чечено-ингушских ботаников на горе Скалистой в области Скалистого хребта: *Rhododendron caucasicum* Pall., *Eunomia rotundifolia* C. A. Mey., *Apterigia pumila*. Подтверждают чередование аридных и криофильных флор в разные периоды времени многочисленные микрорефугиумы, открытые нашими экспедициями, что позволяет установить также примерное время образования котловин. Время это — поздний голоцен. Проникновение ксерофитов в область юрской депрессии следует отнести к рисс—вюрму, а возможно и к более раннему времени. К такому выводу мы пришли при посещении в 1972 г. ущелий Хызны-Су и Сукан-Су (Балкария), где настоящих ореоксерофитов нет, но имеются отчетливые следы морен вюрмского ледника, которые как раз и занимают ту часть долины, где по другим ущельям расселены ксерофиты. Отсутствие ксерофитов в Хызны-Су и Сукан-Су, по нашему мнению, — следствие воздействия ледника, вернее климата, сложившегося вокруг ледника. *Отсутствие ксерофитов и наличие морены в одних и тех же условиях — явление не случайное. Эти факты мы считаем необходимым* связывать. Не следует забывать, что там, где за Скалистым хребтом распространены ксерофиты, бесспорных следов вюрмской морены нет. Материалы, собранные экспедициями, говорят, что «ксеротермических» периодов на Северном Кавказе было не меньше двух, вероятно — три. Что касается проникновения шибляка в Итумкалинскую котловину, то оно навряд ли было более ранним, чем средний голоцен. Все эти данные заставляют считать Итумкалинский рефугиум уникальным явлением не только для Чечено-Ингушетии, но и для всего Северного Кавказа.

В Дагестане и Чечено-Ингушетии параллельно с исследованием нагорных ксерофитов изучалась субнивальная флора. За три года были посещены все высокогорья, начиная от Шондона на западе (В. М. Прима, Е. С. Немирова, А. И. Галушко), до Бабадага в Азербайджане. Особое внимание было уделено массиву Тебулос-Мта, Перикительской цепи, Богосскому хребту, Базардюзи, Тфандагу. Все эти районы посещались Примой, Перикительскую цепь, кроме того, обследовал Галушко, а Богосский хребет — И. М. Анчербак.

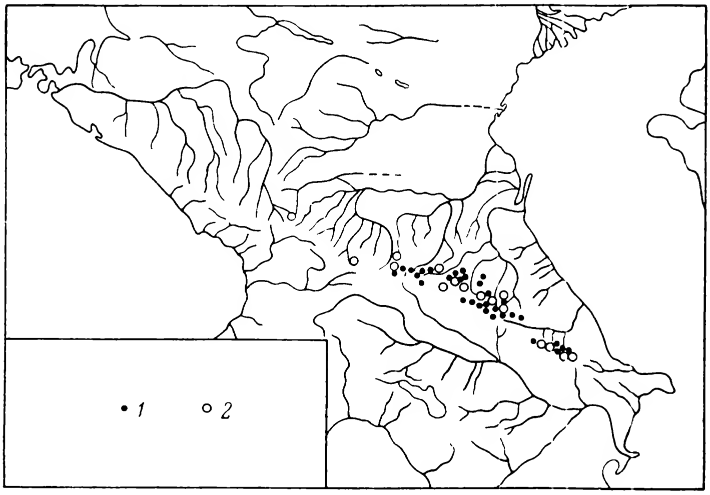


Рис. 2.

1 — *Pseudobetckea caucasica* (Boiss.) Lincz.; 2 — *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed.

Высокогорные экспедиции также принесли немало нового, включая новинки флоры и ряд новых для науки видов. К числу наиболее замечательных находок относятся упоминавшийся *Pyrethrum kotschyi* — на Шахдаге, *Cicer minutum* — на Несендаге, *Apterigia pumila* и *Merendera ghalghana* Otsch. — на Бабадаге, *Galium rugosum* Galushko — на Перикительском хребте, *Pyrethrum daghestanicum* (Rupr. ex Boiss.) Rupr. ex Fler. — на Шондоне. Экспедициями выяснено, что редчайшее растение, относящееся к эндемичному дагестанскому роду (как считалось раньше), — *Pseudobetckea caucasica* (Boiss.) Lincz., встречается почти на всех высотах (рис. 2) в субнивальной полосе Восточного Кавказа, за исключением Тфандага, т. е. что вид этот не редкий, а очень обычный. Обычной оказалась *Veronica bogosiensis* Tumad. и многие другие таксоны, считавшиеся ранее узкими дагестанскими эндемами. Вообще эндемизм Дагестана после изучения флоры Чечено-Ингушетии убавится процентов на 40 (в Итумкалинской аридной котловине найдена *Medicago daghestanica* Rupr., на осыпях по Армхи — *Trigonosciadium* (?) *komarovii*). До Эльбруса в полосу аридной растительности проникает *Cephalaria dagestanica*. По всем высокогорьям Восточного Кавказа распространены *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. (рис. 2), *Pyrethrum daghestanicum* (до Терека), *Symphyoloma graveolens* (до Хызны-Су).

Из числа новых видов, собранных экспедициями в Восточном Кавказе и описанных ботаниками ЧИАССР, заслуживают упоминания *Erysimum babadagensis* Prima, *Vicia larisae* Prima (с Бабадага), *Pyrethrum galushkoi* Prima (с Шалбуздага), *Ranunculus tebulosica* Prima (с Тебулос-Мта), *Dianthus vladimiri* Galushko (с верховий Самура — склон Шалбуздага), *Festuca inguschetica* Alexeev (с Шондона) и другие — всего 12. Все виды, за исключением *Erysimum subnivale* Prima, — обособленные таксоны. На уровне расы стоит лишь последний, сближающийся с *E. gelidum* Bunge. Нахождение 12 новых видов во флоре, насчитывающей 180 видов, — высокий процент новизны, свидетельствующий о недостаточной изученности даже такого района, каким является Дагестан. Ведь все эти виды субнивальные и для Восточного Кавказа эндемичные. Приведенные сведения вместе с уточнениями данных о распространении видов, считавшихся ранее дагестанскими, вносят серьезные коррективы в представление о развитии флоры Дагестана и Терской области. Анализы показывают, что флора Шахдага и Шалбуздага не только близка к переднеазиатской из-за присутствия большого числа переднеазиатских видов (*Pyrethrum kotschyi*, *Didymophysa aucheri* Boiss., *Alyssum gehamense* Fed.), но и более бореальная (чем это считалось ранее) вследствие произрастания в этом районе *Potentilla nivea* L., *Astragalus alpinus* L. и других видов. Это мы связываем не только с историей флоры, но и с выходами юрских и нижнемеловых известняков, которые, как правило, несут более криофильную флору.

В пределах высокогорий собрано 8 видов для издания, почти все в locus classicus и, что ценно, среди них — *Cicer minutum*.

Третий район, где проводились экспедиционные исследования, — Скалистый хребет в пределах Центрального Кавказа и отдельные массивы в Западном Кавказе, особенно район Фишта и Оштена, а в Закавказье — гора Ахахча.

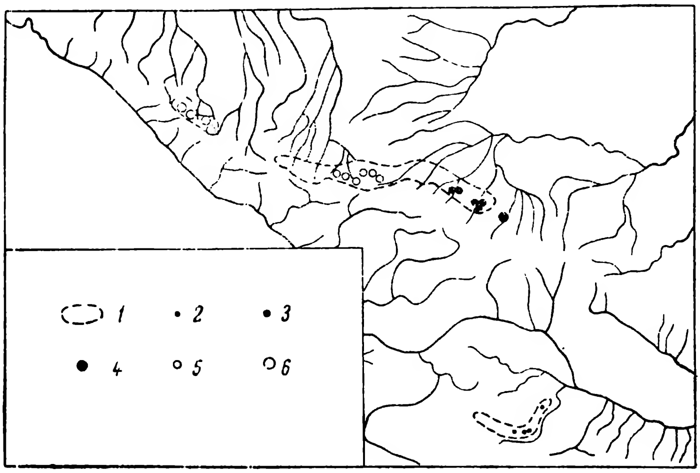


Рис. 3.

1 — ареал наголоватки «квазивороньелапой»; *2* — *Jurinea praetermissa* Galushko et Nemirova; *3* — *J. galushkoi* Nemirova; *4* — *J. akinfievii* Nemirova; *5* — *J. coronopifolia* Somm. et Levier; *6* — *J. albovii* Galushko et Nemirova.

Центральный и Западный Кавказ исследовались преимущественно с точки зрения распространения петрофитов; больше других интересовали нас роды *Jurinea* Cass., *Psephellus* Cass., *Dianthus* L. Что касается *Jurinea*, то до последнего времени во многих работах, включая «Флору СССР», в отношении секции *Bellae* Iljin (nom. illegit.)=секции *Neobellae* Nemirova оставалось много неясного и спорного. Обрабатывая флору западной части Центрального Кавказа, мы впервые столкнулись с невозможностью отождествления балкарских растений, относимых к *Jurinea coronopifolia*, с подлинной *J. coronopifolia* Somm. et Levier, обитающей в районе Эльбруса. Распутывать этот вопрос пришлось позже уже с Е. С. Немировой. Экспедиция в 1971 г. показала, что только отсутствие полных сборов с семянками, иллюстрирующих разнообразие форм по всему ареалу, явилось причиной того, что совершенно неродственные виды были отнесены к *J. coronopifolia*. После экспедиции в 1971 г. Галушко и Немировой стало ясно, что вместо *J. coronopifolia* к востоку от Чегема, откуда была описана *J. dolomitica* Galushko, произрастают *J. galushkoi* Nemirova — балкарский вид, ошибочно относившийся к неродственной ему *J. coronopifolia* и *J. akinfievii* Nemirova, а по Фиагдону растет никогда не собиравшаяся ботаниками наголоватка с необычно коротким хохолком, получившая название *Jurinea brachypappa* Nemirova.

На западе, в районе горы Фишт, также оказался совершенно своеобразный вид, не близкий ни к *J. coronopifolia*, ни к *J. galushkoi* — *J. albovii* Galushko et Nemirova, с очень крупными семянками. На рис. 3 показан прежний ареал так называемой *J. coronopifolia* (quasicoronopifolia) и местонахождение реально существующих в природе видов, родственных или похожих на *J. coronopifolia* Somm. et Levier.

Сборы 1971 г. поставили и другой вопрос: что такое *Jurinea levieri* Albov в Центральном Кавказе? Этот вопрос был решен экспедицией 1972 г., поднявшейся на Ахахчу. Исследования показали, что под *J. levieri* после Н. М. Альбова понимали все, что угодно, произвольно толкуя изменчивость признаков и произвольно «уточняя» диагноз. В итоге диагноз перестал отражать реально существующий таксон. Это хороший пример стихийного «укрупнительства», показывающий, куда может прийти наука, идя таким путем. В результате стало необходимым восстановить *J. levieri* в первоначальных морфологических и географических границах, ибо растения с признаками, указанными Альбовым, встречаются только в Закавказье на Гагринском хребте. В связи с этим возникла необходимость описать новый вид из Центрального Кавказа — *J. prokhanovii* Nemirova, имеющий мало общего с подлинной *J. levieri*.

Большой удачей была находка на р. Большая Лаба, по ее левому истоку Кислинке (ранее из этого района наголоватки вообще не собирались), вида с промежуточными признаками, свойственными двум подсекциям секции *Neobellae* — с сосочковидным и с войлочным опушением листьев. Данный вид, получивший название *J. pseudoiljinii* Galushko et Nemirova, безусловно, близок к исходному предковому виду всей секции. Изучение кавказских *Jurinea* было бы невозможным без полустационарных наблюдений в природе: имеющиеся сборы в Ботаническом институте АН СССР, в Институте ботаники АН ГрузССР и АН АрмССР для этого недостаточны. Новые сборы позволили установить не только наличие узкого эндемизма, что для некоторых видов было известно и раньше (Ильин, 1962), но и строгую приуроченность всех видов секц. *Neobellae* к определенным высотным поясам и субстратам, причем настолько строгую, что аналогов в этом отношении в нашей флоре, возможно, не имеется.

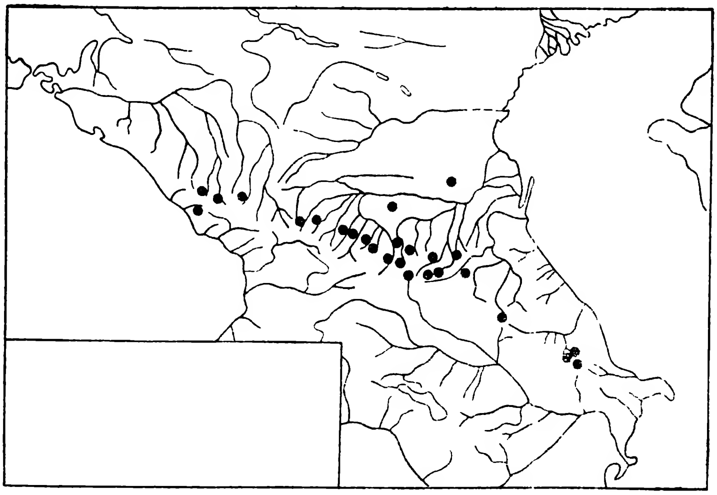


Рис. 4. Районы Северного Кавказа, охваченные экспедициями Чечено-Ингушского отделения Всесоюзного ботанического общества.

Наголоватки секц. *Neobellae* оказались исключительно лабильной группой, обладающей высокими темпами эволюции, т. е. наделенными свойствами, очень ценными для решения многих общих и частных вопросов видообразования, включая роль географической изоляции.

Для завершения характеристики экспедиционной деятельности Отделения необходимо отметить, что все экскурсии и экспедиции проводились исключительно на средства их участников, поэтому с полным правом можно считать, что они осуществлялись только по линии Общества. Районы, посещенные ботаниками Чечено-Ингушского отделения в 1969—1972 гг., показаны на рис. 4.

Заседания Отделения проводились главным образом с целью заслушивания научных сообщений. Параллельно решались некоторые организационные вопросы: выбор делегатов на съезд ВБО, перевыборы руководящих органов Отделения, привлечение членов-коллективов, кооперация научных исследований и др. В 1970 г. было заслушано три научных сообщения: «К флоре аридных склонов окрестностей Итумкале» (А. И. Галушко), «Восстановление природных фитоценозов на пастбищах Затеречья» (Ф. Е. Кулик), «К субнивальной флоре верховий реки Шаро-Аргун» (В. М. Прима).

В сообщении **А. И. Галушко** содержались выводы, касающиеся флоры Итумкале, изучавшейся автором с 1964 г. Была отмечена флористическая самобытность района, его отличие от аридных областей Центрального Кавказа и большая научная ценность, особенно для решения вопросов четвертичного флорогенеза. Под самобытностью Итумкалинского рефугиума автор подразумевает своеобразие сочетаний видов растений. Сам же состав флоры, по его мнению, не является самобытным.

В докладе **Ф. Е. Кулика** был поставлен вопрос о направлениях и темпах естественного возобновления группировок на пастбищах Черных земель. Вопрос рассматривался в основном в хозяйственном аспекте, и речь шла о восстановлении не ценозов, а урожайности пастбищ на территориях, подвергавшихся усиленному выпасу.

В сообщении **В. М. Примы** была дана первая подробная характеристика субнивальной флоры Перикительского горного массива, истоков Шаро-Аргуна (горы Донос-Мта, Мамито, Шанг-Корт, Кочу и др.). Всю флору субнивальной полосы Прима делит на три группы: 1) виды, встречающиеся только в субнивальной полосе (их можно охарактеризовать как облигатные субнивальные); 2) виды, встречающиеся преимущественно в субнивальной полосе (факультативные субнивальные); 3) виды, лишь заходящие в субнивальную полосу (случайные субнивальные). Впервые для данного района отмечено нахождение *Pseudobetckea caucasica* (сборы В. Примы и М. Умарова), а также упоминаются большие заросли *Vavilovia formosa*.

В 1971 г. **А. И. Галушко** сделал доклад о флористическом районировании Чечено-Ингушетии и **В. М. Прима** — о флоре дагестанских высокогорий. В первом докладе изложены принципы флористического районирования восточной части бассейна Терека и дано его практическое решение. Схема районирования предназначена для «Определителя растений ЧИАССР». Поскольку это районирование нигде не публиковалось, приводим его схему (рис. 5).

В информации Примы «О флоре дагестанских высокогорий» отмечены некоторые флористические находки, указаны особенности каждого горного массива — Базардюзи, Несендага, Шалбуздага и Шахдага и их отличия от чеченских высокогорий, указано нахождение впервые на Большом Кавказе *Cicer minutum*; это вторая находка рода *Cicer* на Большом Кавказе, первая — *C. balcaricum* Galushko — сделана в районе Эльбруса в 1965 г. Было доказано также своеобразие нового вида рода *Pyrethrum*.

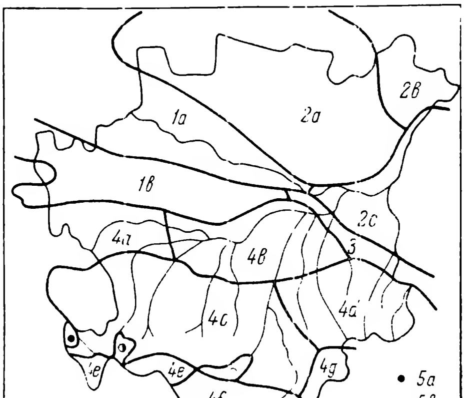


Рис. 5. Схема флористических районов Чечено-Ингушетии (Галушко, 1970).

1 — Предкавказский округ степной Северокавказской подпровинции: *1a* — Моздокский район злаково-полынных полустепей, *1b* — район передовых хребтов, разнотравных и злаково-полынных степей; *2* — Прикаспийский округ Северокаспийской степной подпровинции: *2a* — Ногайский район песчаных полупустынь и слабо задернелых песков, *2b* — Кизлярский район полупустынной комплексной полынно-солянковой и полынной растительности; *3* — Северодагестанский округ предгорных ксерофитов с фригано-степями и шибляком: Брагуно-Хасавюртовский район; *4* — Терский округ подпровинции лесов Северного Кавказа. Группа районов равнин Чечено-Ингушетии: *4a* — Назрановский район предгорных лугово-степей, *4b* — Грозненский район вторичных злаковых степей, послелесных травянистых формаций и лесостепи. Группа районов среднегорий Чечено-Ингушетии: *4c* — Сунженско-Аргунский район широколиственных лесов, среднегорных лугов и высокотравья, *4d* — Веденско-Ножайюртовский район обедненных широколиственных лесов с господством послелесных формаций. Группа районов высокогорий Чечено-Ингушетии: *4e* — Шанский район высокогорной растительности, *4f* — Тебулос-Пирикительский район высокогорной растительности, *4g* — Андийский район высокогорной растительности; *5* — Палеодагестанский округ нагорных ксерофитов с преобладанием фриганы, фриганоидной растительности и шибляка: *5a* — Армхинский район со слабым развитием шибляка, *5b* — Таргимский район со степоидными формациями и трагакантово-спирейным шибляком, *5c* — Итум-калинский район с комплексным шибляком, в том числе палиурусовым, с пузыреплодниковой фриганой и фригано-степями.

В 1972 г. были заслушаны еще два доклада: **В. М. Примы** «О ботанико-географических районах высокогорий Восточного Кавказа» и **Е. С. Немировой** «Что такое *Jurinea levieri*?».

Прима предложил выделить в пределах высокогорий Восточного Кавказа три группы районов, исходя из относительного участия во флоре каждого района центральнокавказских и чисто дагестанских элементов, при этом иногда он исходит не из присутствия определенных видов в том или ином районе, а из их отсутствия. Выделение трех флористических «узлов»: Терско-Аргунского, Койсунского и Транссамурского вполне обосновано. Было показано, что каждый из этих «узлов» имеет свою историю. Интересные данные приводились о высотных границах распространения субнивальных видов в Дагестане и Чечено-Ингушетии.

О выводах Немировой относительно *J. levieri* уже говорилось. К ним автор шел постепенно, наблюдая растения в природе. Главный вывод: *J. levieri* в Центральном Кавказе не встречается. Она показала также, что центральнокавказский «*J. levieri*» представляет комплекс видов, что работа М. М. Ильина «Наголоватка Левье (*Jurinea levieri* Albov)» (1953), содержащая сведения о каучуконосности этого вида, относится к группе видов, а указание на содержание каучука — к *J. prokhanovii* и ее разновидности — *J. prokhanovii* var. *giseldonica* Nemirova.

Большая часть отмеченных докладов не опубликована, но все новые виды, открытые ботаниками Чечено-Ингушского отделения, опубликованы или публикуются в «Новостях систематики высших растений» и в «Ботаническом журнале». Задержка с публикацией материалов проведенных исследований вызвана тем, что местные Отделения ВБО лишены права издания своих трудов.

Третий раздел работы Отделения — популяризация ботанических знаний. Эта работа имеет особую направленность, учитывающую специфику Отделения. Члены Отделения за отчетный период не выступили ни с одной лекцией перед населением, не принимали участия в выставках, но проводили консультации с любителями цветоводства, составили список растений для выращивания в школьных ботанических кабинетах и оранжереях (А. И. Галушко) помогали 56-й школе г. Грозного в подборе коллекций растений закрытого грунта и организовали из числа студентов-любителей Чечено-Ингушского университета курсы экскурсоводов-ботаников, цель которых — подготовка биологов, знающих местную флору лучше школьного учителя. Предполагалось, что экскурсоводы-ботаники будут использоваться в пионерских лагерях и экскурсионным бюро республики. Курсы работали один год. Затем Отделение столкнулось с серьезной проблемой — организацией экскурсий для будущих экскурсоводов. Решить ее не удалось. В результате курсы стали подобием теоретического семинара. Растения изучались по гербариям, в связи с чем постепенно угас интерес и слушателей, и преподавателей. Мы по-прежнему убеждены, что такие курсы нужны. Однако успех их будет зависеть от возможности организации вышеназванных экскурсий.

В заключение остановимся на вопросе, которому в работе Чечено-Ингушского отделения, начиная с лета 1972 г., придается особое значение — подготовка к XII Международному ботаническому конгрессу. Чечено-Ингушский университет является организацией, ответственной за проведение научной экскурсии МБК-1975 по маршруту Минеральные Воды—Пятигорье—Баксанское ущелье—Предэльбрусье. Маршрут предложен ботаниками Чечено-Ингушского университета. Ущелье Баксана выбрано не случайно. Это самый интересный с точки зрения разнообразия флоры район Кавказа. Здесь же имеются максимальные удобства для экскурсантов: комфортабельные гостиницы, два подъемника. С ботанической точки зрения удобство состоит в том, что в Предэльбрусье можно провести три совершенно различные экскурсии: показать аридную флору дагестано-армянского типа (район Былыма) с *Astragalus aureus*, *A. denudatus*, *Alexitoxicum funebre* (Boiss. et Kotschy) Pobed., *Stipa caucasica* Schmalh., *Polygala sosnowskyi* Kem.-Nath., *Salvia canescens* C. A. Mey. (викарный вид по отношению к *S. daghestanica*), *Dianthus jaroslavii* Galushko, *Caragana grandiflora* (Bieb.) DC., *Rosa valentiniae* Galushko, эндемичными *Euphorbia baxanica* Galushko и *Linaria baxanica* Galushko. Это местный рефугиум ксерофитов, виды которого вверх по ущелью Баксана проникают до с. Эльбрус (1800 м), где также можно встретить *Astragalus aureus*, *Odontites glutinosa* (Bieb.) Benth., показывающие эльбрусско-армянскую связь, и *Cicer balcaricum*. Здесь удобно познакомиться с флорой горных сосновых лесов Центрального Кавказа, которые в верховьях Баксана очень показательны, и с флорой альпийского пояса, с многочисленными эндемичными в общекавказском или в узкорегиональном плане видами. Знакомство с высокогорной флорой облегчается наличием двух подъемников: одного на Чегет, другого на Старый Кругозор, до высоты 3200 м, где можно увидеть *Aetheopappus caucasicus* Sosn., *Pedicularis caucasica* Bieb., *Podospermum meyeri* C. Koch, множество обитателей полосы рододендрона — *Rhododendron caucasicum* (Донгуз-орун), в том числе редкие у нас *Pulsatilla aurea* (N. Busch) Juz., *Inula grandiflora* Willd., *Kemulariella caucasica* (Willd.) Tamamsch., т. е. виды, сближающие родоретовники данного района с Западным Кавказом; здесь же можно познакомиться с типичной субнивальной флорой — с местными эльбрусскими видами типа *Viola meyeriana* (Rupr.) Klok., дагестанскими типа *Trigonocaryum involucratum* (Stev.) Kusn. (Азау), западнокавказскими типа *Gentiana oschtenica* (Kusn.) Woronow и *Juncus alpigenus* C. Koch. Нередки здесь *Primula bayerni*, *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr., немало оригинального встречается на субальпийских лугах, среди которых преобладают Festucetum variae.

В июле 1972 г. была проведена пробная экскурсия, в которой участвовали будущие помощники-экскурсоводы, сделана магнитная запись экскурсии. Текст экскурсии будет переведен на английский и немецкий языки.

Учитывая необходимость показа степени изученности растительного покрова Северного Кавказа, а также возможный интерес экскурсантов к флоре района Эльбруса, написан «Определитель растений Северного Кавказа» и подготовлены две статьи для «Ботанического журнала». Одна посвящена флоре Эльбруса, другая — растительности Эльбруса. Кроме того, написана для «Ботанического журнала» статья «Ботанические объекты Центрального Кавказа, подлежащие охране». В этой статье речь идет об охране районов Эльбруса и Гижгита (районы распространения вышеупомянутых ксерофитов). Следует отметить, что Президиум ВБО выразил желание сделать все необходимое для проведения экскурсий в район Эльбруса на высоком уровне, чему в немалой степени будет способствовать издание к лету 1975 г. «Определителя растений Северного Кавказа».

Остановимся на планах Чечено-Ингушского отделения. Они вкратце следующие: 1) создание Северокавказского филиала ВБО с правом издания журнала; 2) координация усилий с ботаниками Северного Кавказа в подготовке монографии «Ботанические объекты Северного Кавказа, подлежащие охране»; 3) подготовка пятитомной монографии «Растения Северного Кавказа»; 4) проведение в 1974 г. 2-й конференции по флоре, растительности и растительным ресурсам Северного Кавказа; 5) регулярные экспедиции в наименее посещавшиеся ботаниками районы.

Считаем необходимым и впредь вести исследовательскую работу на более широкой территории, чем Чечено-Ингушская АССР, не забывая, однако, что есть сугубо местные вопросы, которые можно решать только в Чечено-Ингушетии и только чечено-ингушским ботаникам. Это — инвентаризация флоры ЧИАССР, составление карт ареалов видов, выявление локальных рефугиумов, исследование флоры и растительности наиболее интересных территорий, изучение запасов сырья и т. п. Все это в той или иной степени делается или планируется.

А. И. Галушко.

Чечено-Ингушское отделение ВБО,
Грозный.

Получено 2 IV 1973.

Vol. LIX *№ 1.*
January, 1974

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

P. I. Dorofeev. On the history of the genus *Glyptostrobus* Endl. 3

M. G. Nikolaeva, M. M. Lodkina and **A. I. Ljashuk.** On the nature of physiological dwarfing of the dormant seeds' embryos 14

I. A. Chaban and **M. S. Yakovlev.** The embryology of *Reseda lutea* L. I. Megasporogenesis and development of embryo-sac 24

NEW TAXA 38

V. P. Botschantzev. New species of the genus *Salsola* L. from South and South-West Africa, II. (38)

REPORTS 43

N. S. Golubkova and **O. Tsogt.** On lichens of the southern deserts the Mongolian Peoples' Republic. (43). — **P. L. Lvov.** Oak forests and redkolesjas of *Quercus pubescens* Willd. in Daghestan. (53). — **I. A. Grudzinskaya.** On taxonomic position and area of the section *Chaetoptelea*, genus *Ulmus*. (61). — **T. N. Ratkova.** Morphological features and geographical distribution of *Chaetoceros chilensis* Krasske and *Ch. peruvianus* Brightwell (*Bacillariophyta*). (66). — **R. N. Alekseeva.** Mires of the ecotone between the zones of aapa-fens and palsas in the North-East of the European part of the U. S. S. R. (74). — **M. F. Levchenko.** The life cycle of *Chelidonium majus* L. (82). — **V. P. Bannikova** and **O. A. Khvedynich.** Development of embryo as a result of hybridization of barley and rye. (97). — **E. V. Voznesenskaya** and **A. P. Steshenko.** Morphological and anatomical characteristics of shoots of saxaul. (102). — **T. V. Chirkova, E. E. Eggi** and **S. E. Dunaeva.** The effect of temporary anaerobiotic conditions on functional activity and root ultrastructure of pea germs and mitochondria, isolated from them. (110). — **T. A. Antropova.** The seasonal changes of cold and heat resistance of cells in two moss species. (117).

SURVEY OF ARTICLES 123

I. M. Magomedov. Photosynthesis and metabolism of carbon in plants with dicarbon acid cycle. (123).

ANNIVERSARIES 139

I. T. Vassilchenko and **V. A. Flerov.** Aleksandr Fyodorovich Flerov. (Towards the centenary of birth). (139).

CHRONICLE 147

M. S. Boch and **V. V. Mazing.** IV International peat congress (Finland, Otaniemi, June 25—30, 1972). (147).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 152

A. I. Galushko. In the Checheno-Ingush division of the All-Union Botanical society. (152).

К ст. П. И. Дорофеева стр. 7

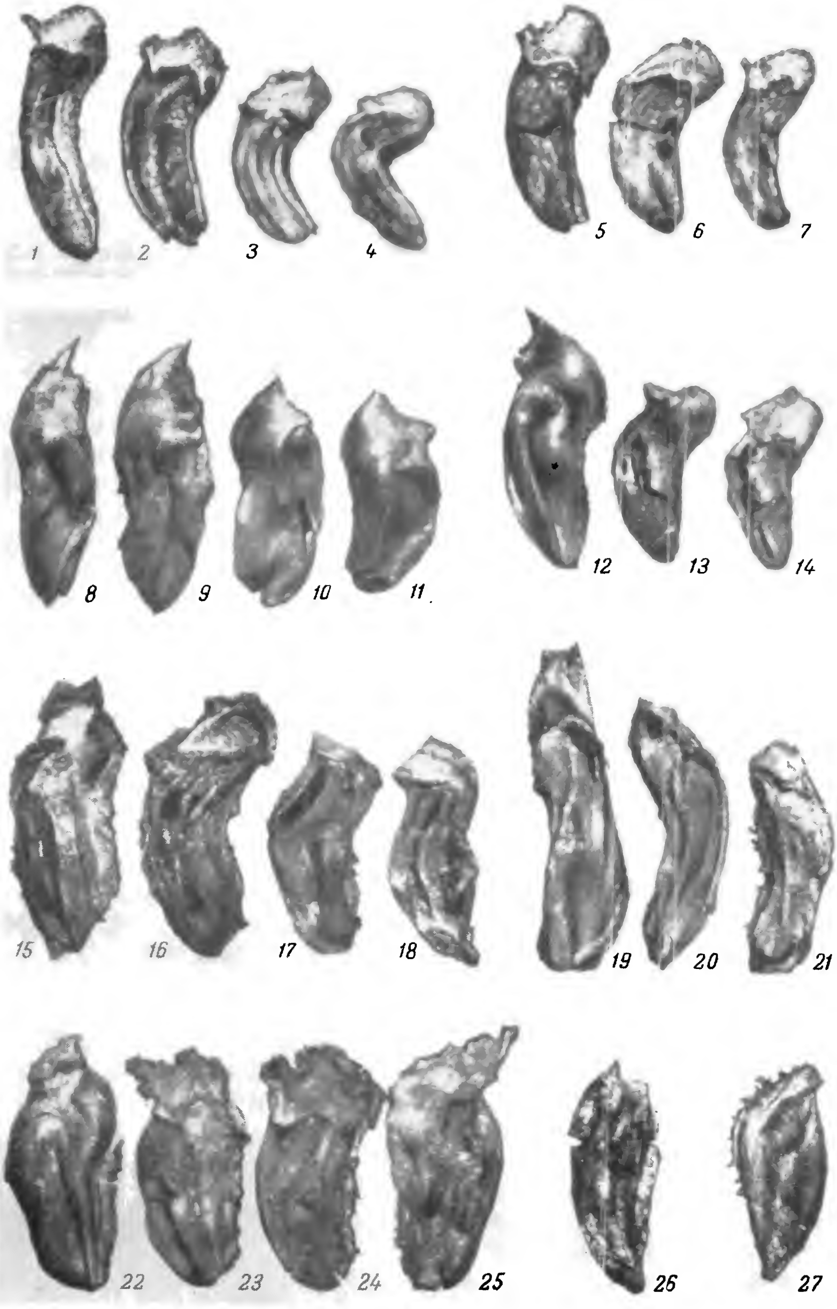


Таблица I

Семена *Glyptostrobus*, ×6

1—7 — *G. borysthenica* Dorof., Стародубка на Днепре Гомельской обл., олигоцен; *8—14* — *G. baltica* Dorof., Отрадное Калининградской обл., олигоцен; *15—21* — *G. pannonica* Dorof., Гораздиевка Закарпатской обл., миоцен; *22—25* — *G. caspia* Dorof., Караул—Кельды Актюбинской обл., олигоцен; *26—27* — *G. kolymensis* Dorof., Колыма в Якутии, олигоцен.

К стр. 9

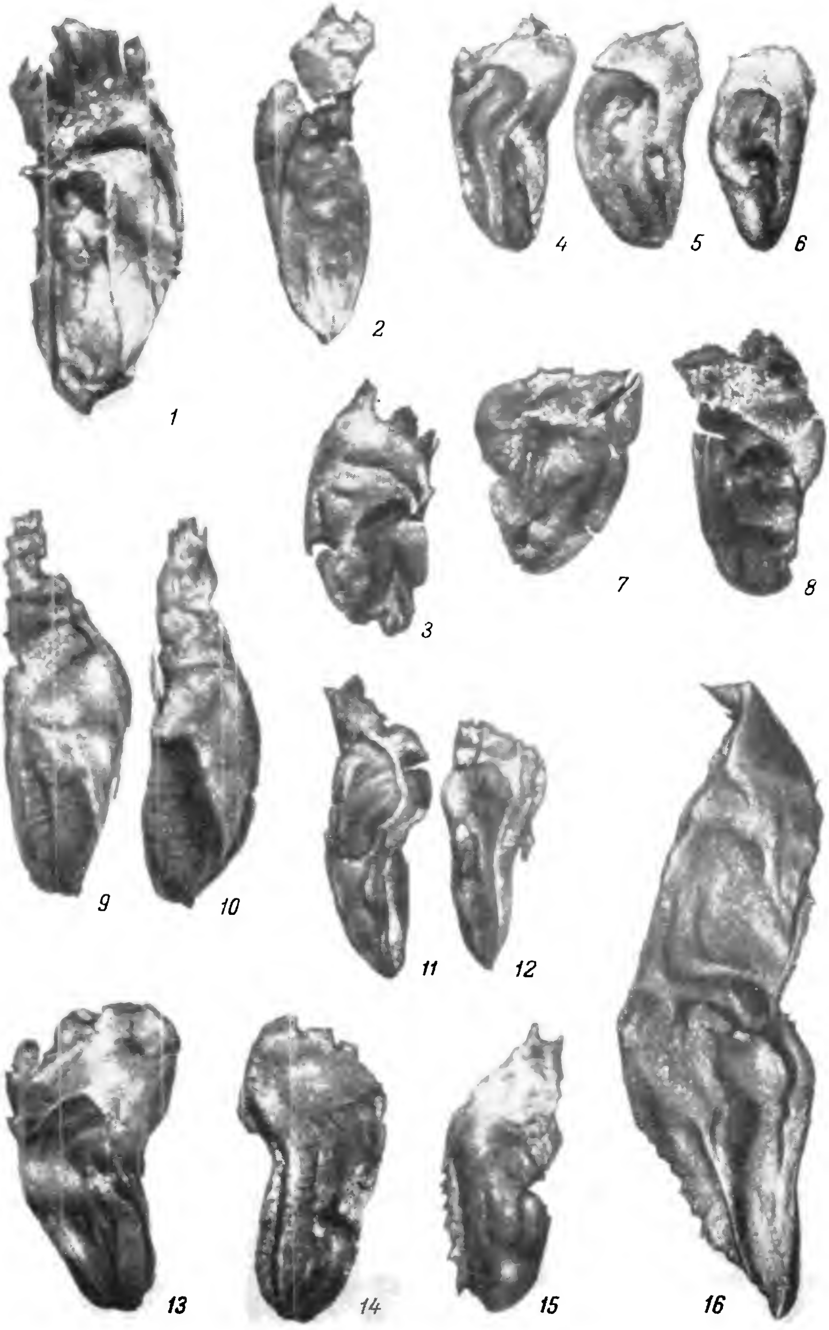


Таблица II

Семена *Glyptostrobus*, ×6

1—3 — *G. irtyshensis* Dorof., Исаковка на Иртыше Омской обл., миоцен; *4—6* — *G. langsdorfii* (Nikit). Dorof., Реженка Томской обл., олигоцен; *7*, *8* — *G. kireevskiana* Dorof., Киреевское на Оби Томской обл., миоцен; *9*, *10* — *G. pensilis* (Staunt.) K. Koch, современные; *11—16* — *G. sibirica* Dorof.: *11*, *12* — var. *tavdensis* Dorof., Нижняя Пристань на р. Тавде Тюменской обл., олигоцен; *13*, *14* — типичные семена, Дунаевский Яр на р. Тым Томской обл., олигоцен; *15* — var. *tymensis* Dorof., Дунаевский Яр на р. Тым Томской обл., олигоцен; *16* — var. *omskiana* Dorof., Красный Яр на Иртыше Омской обл., миоцен.

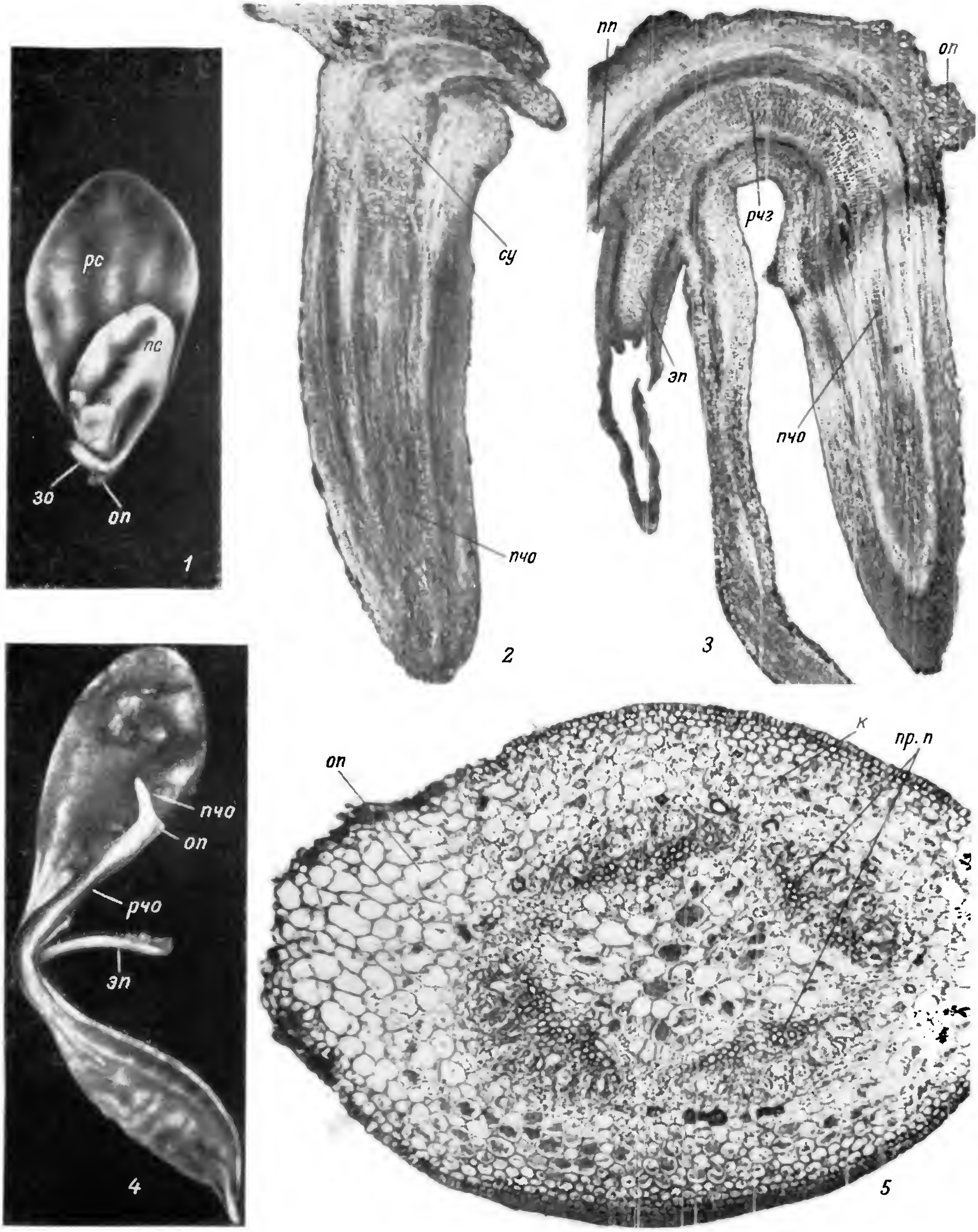


Таблица I

Строение проростков *Acer tataricum* L. с признаками естественной физиологической карликовости.

Типы проростков: I — *1*, *2* и II — 3, 4; *5* — поперечный срез гипокотиля в области опухоли; *зо* — зародышевая ось; *к* — кора; *оп* — опухоль; *пп* — пазушная почка; *пр. п* — проводящий пучок; *пс* — покоящаяся семядоля; *пчо* — покоящаяся часть зародышевой оси; *рс* — растущая семядоля; *ргч* — растущая часть гипокотиля; *рчо* — растущая часть оси; *су* — семядольный узел; *эп* — эпикопиль.

К стр. 16

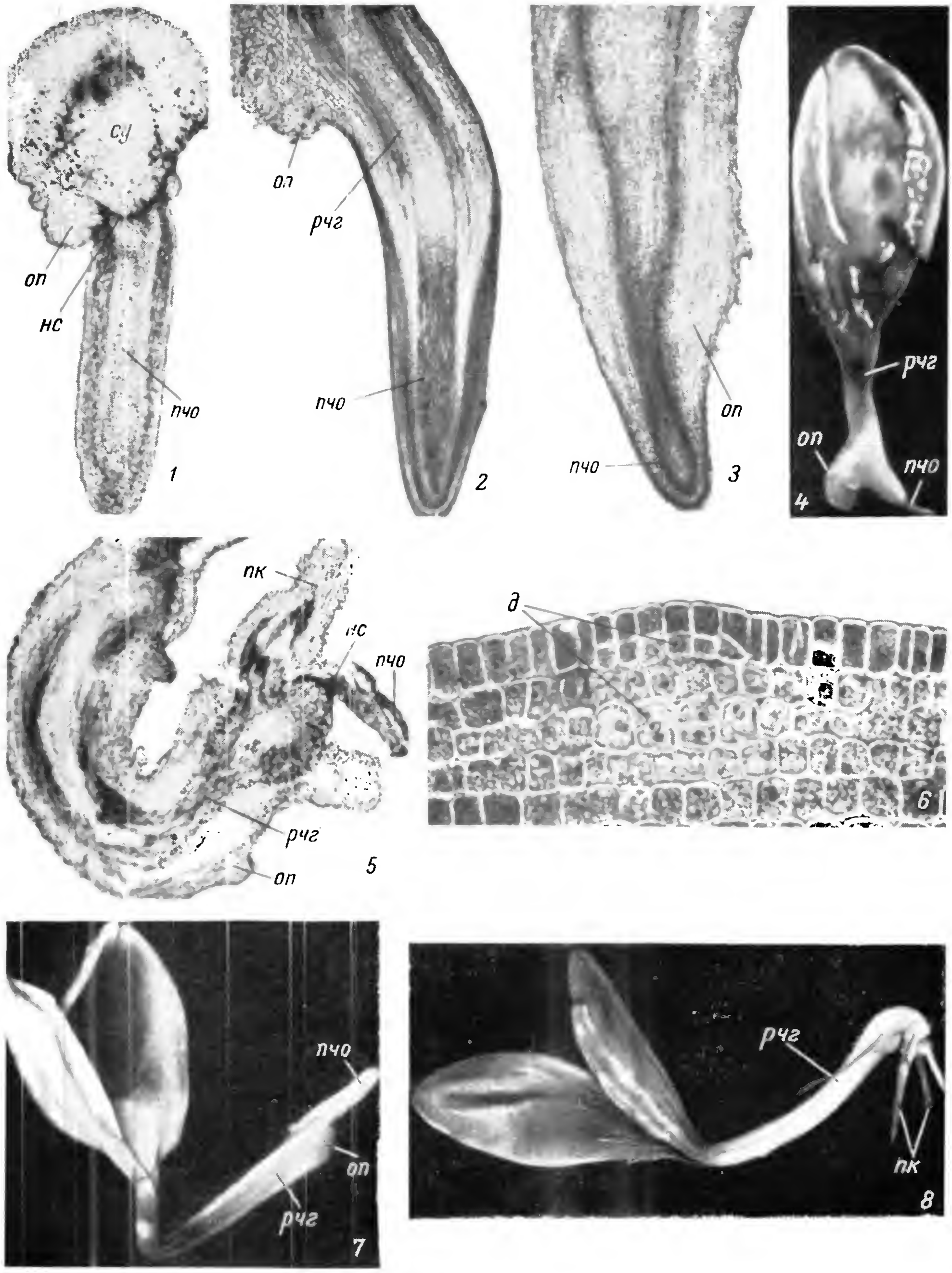


Таблица II

Строение проростков *Acer tataricum* L. с признками искусственной физиологической карликовости.

Типы проростков: I — *1*, *4*, II — *2*, *7*, III — *5*, *8*, IV — *3*; *6* — начало образования опухоли на гипокотиле проростка; *д* — периклинальные деления в эпидермисе и коре; *нс* — некротический слой; *оп* — опухоль; *пк* — придаточные корни; *пчо* — покоящаяся часть зародышевой оси; *рчг* — растущая часть гипокотиля; *су* — семядольный узел.

К ст. Т. Н. Ратьковой, стр. 67

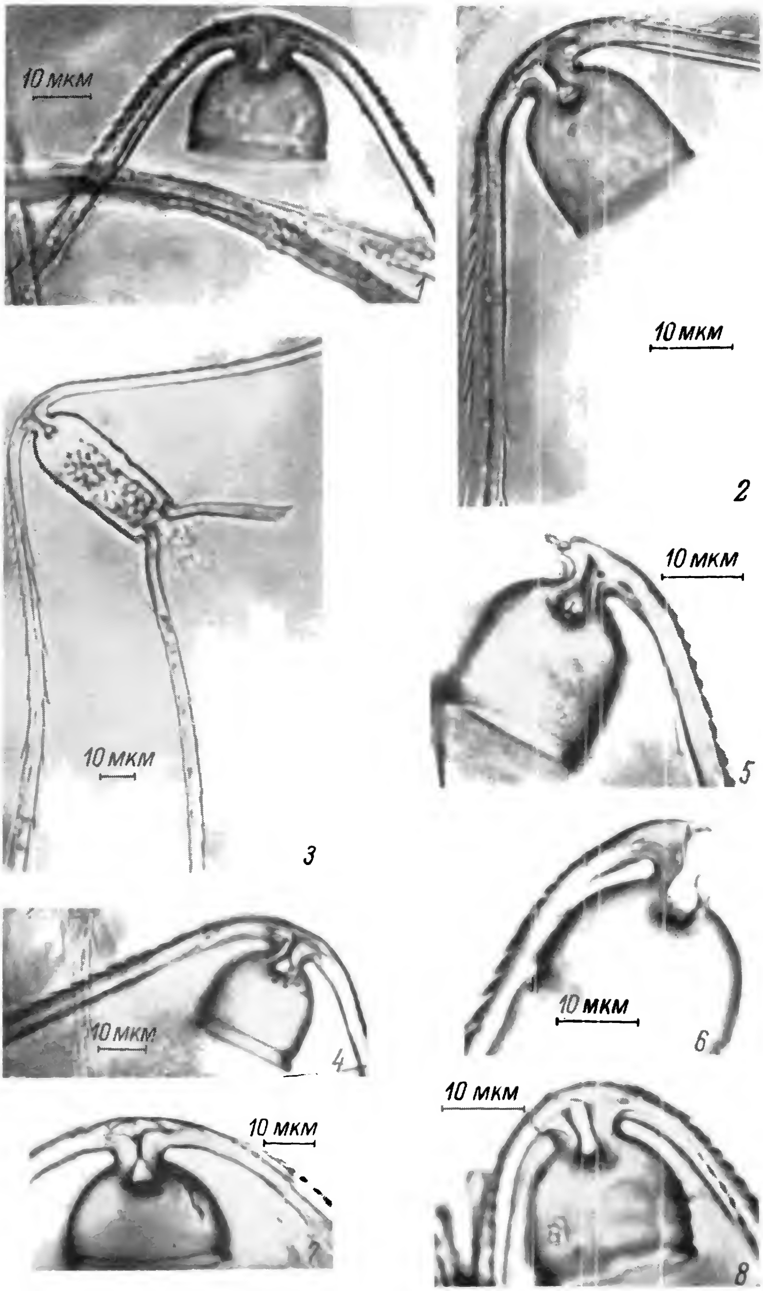


Таблица I
Chaetoceros chilensis (подробнее в тексте).

К стр. 70

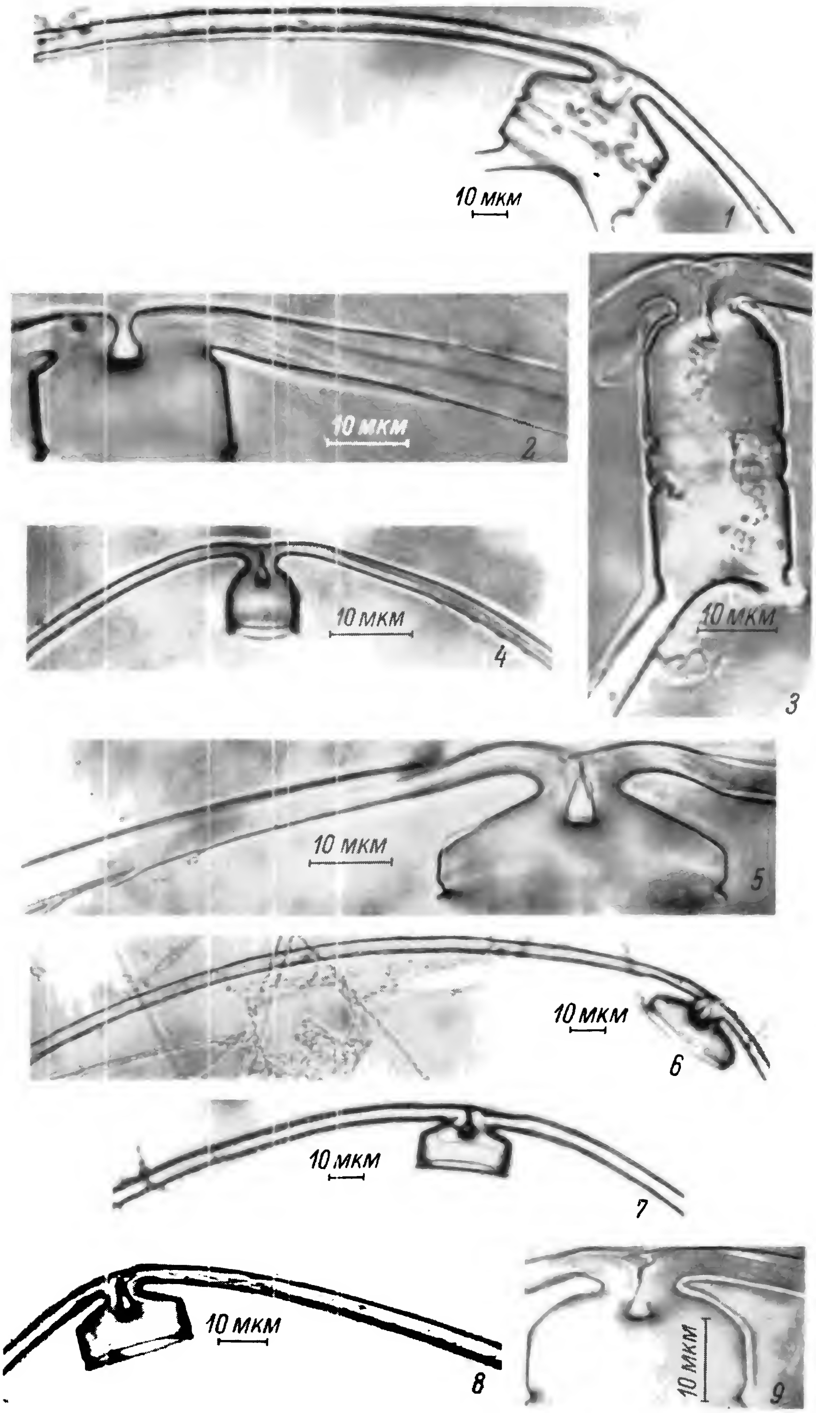


Таблица II

Chaetoceros peruvianus (подробнее в тексте).

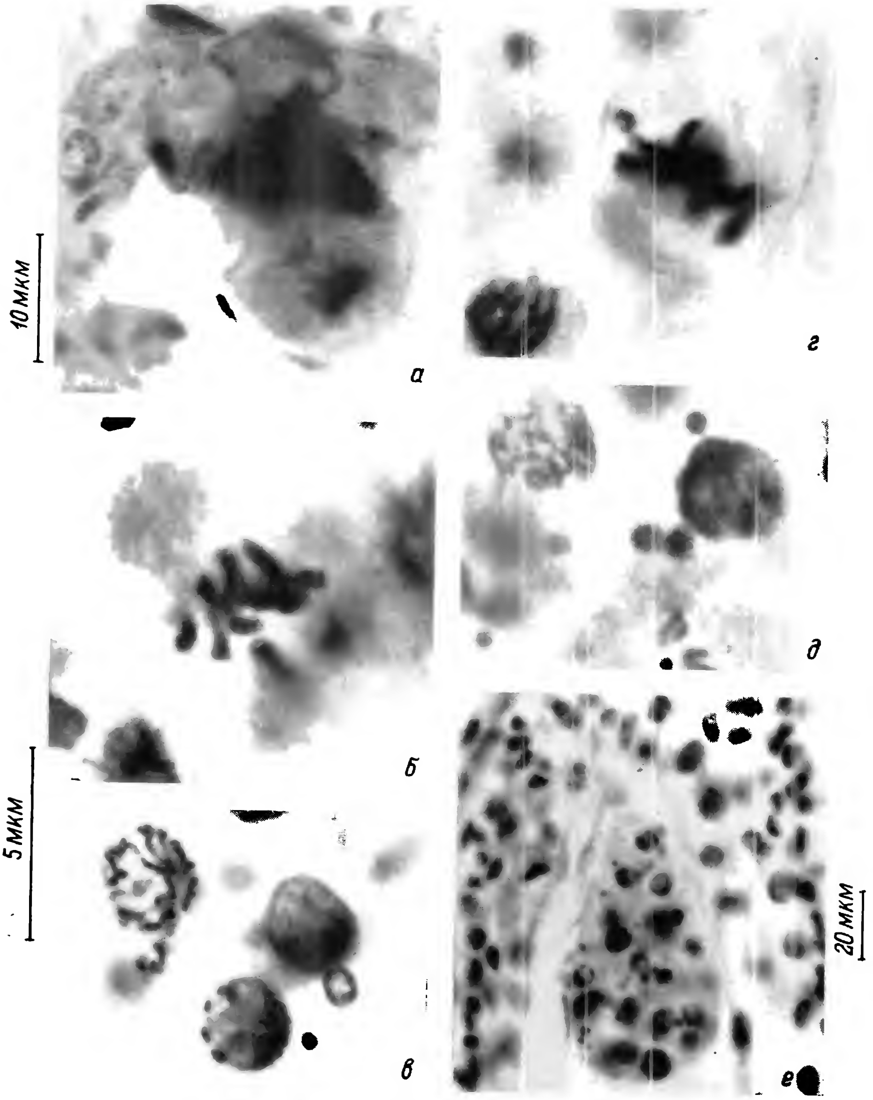
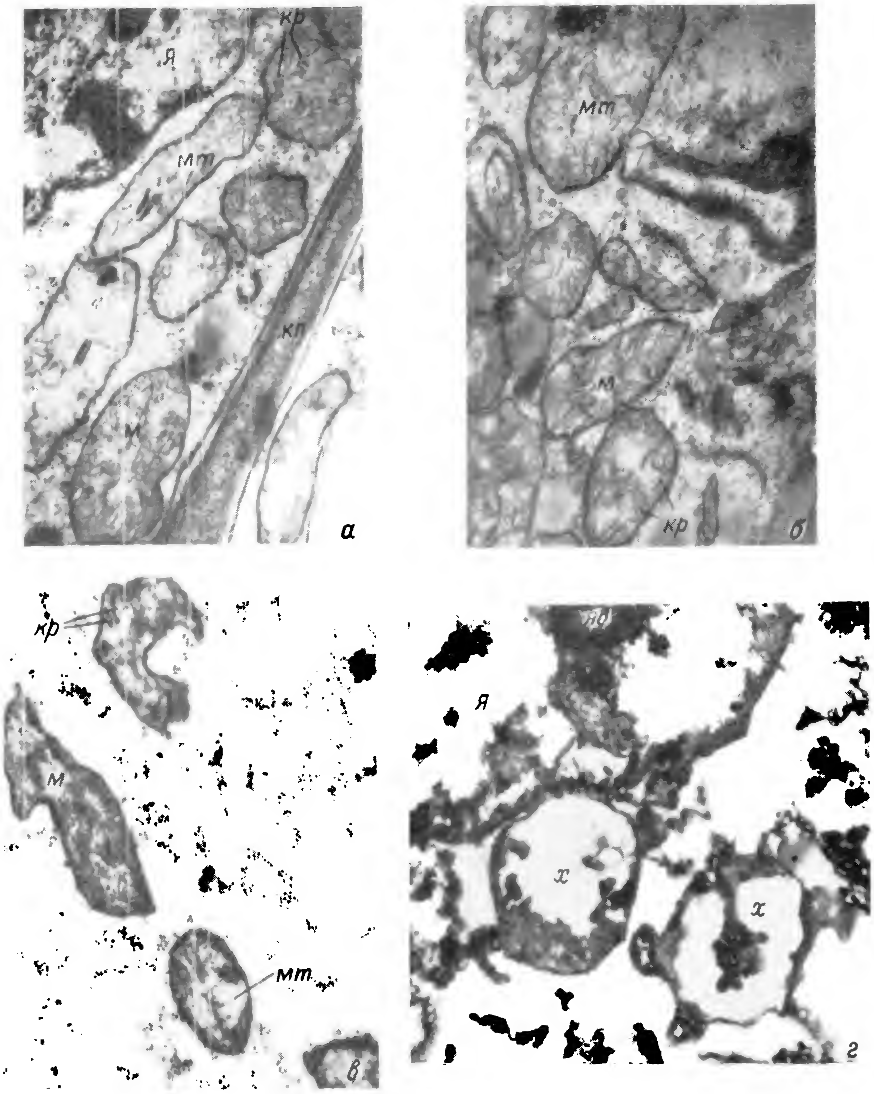


Рис. 2. Аномальные митозы и формирование микроядер в клетках зародышей, полученных от гибридизации ячменя с рожью.

а — зигота; *б*, *в*, *г*, *д* — клетки с микроядрами у пяти- и шестисуточных зародышей; *е* — зародыш с микроядрами через шесть суток после опыления.

К ст. Т. В. Чирковой и др., стр. 115



Ультраструктура органелл в клетках корней проростков гороха.

а — нормальные условия аэрации (контроль) ×13 000; *б* — 24 часа в N_2, ×15 000; *в* — 48 часов в N_2, ×26 000; *г* — 72 часа в N_2, ×27 000; *м* — митохондрии, *кр* — кристы митохондрий, *мт* — матрикс митохондрий, *я* — ядро, *яд* — ядрышко, *кл* — клеточная стенка, *х* — предположительно митохондрии.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

П. И. Дорофеев. К истории рода *Glyptostrobus* Endl. 3

М. Г. Николаева, М. М. Лодкина и А. И. Ляшук. К вопросу о природе физиологической карликовости зародышей покоящихся семян 14

И. А. Чабан и М. С. Яковлев. Эмбриология *Reseda lutea* L. I. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка 24

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 38

В. П. Бочанцев. Новые виды рода *Salsola* L. из Южной и Юго-Западной Африки. II. (38).

СООБЩЕНИЯ 43

Н. С. Голубкова и О. Цогт. О лишайниках южных пустынь Монгольской Народной Республики. (43). — **П. Л. Львов.** Дубовые леса и редколесья из *Quercus pubescens* Willd. в Дагестане. (53). — **И. А. Грудзинская.** О систематическом положении и ареале секции *Chaetoptelea* рода *Ulmus*. (61). — **Т. Н. Ратькова.** Морфологические особенности и географическое распространение *Chaetoceros chilensis* Krasske и *Ch. peruvianus* Brightwell (*Bacillariophyta*). (66). — **Р. Н. Алексеева.** Болота переходной полосы между зонами аапа- и бугристых болот на северо-востоке европейской части СССР. (74). — **М. Ф. Левченко** Жизненный цикл чистотела *Chelidonium majus* L. (82). — **В. П. Банникова и О. А. Хведынич.** Развитие зародыша при гибридизации ячменя с рожью. (97). — **Е. В. Вознесенская и А. П. Стешенко.** Морфологические и анатомические особенности побегов саксаула. (102). — **Т. В. Чиркова, Э. Э. Егги и С. Е. Дунаева.** Влияние условий временного анаэробиоза на функциональную активность и ультраструктуру корней проростков гороха и выделенных из них митохондрий. (110). — **Т. А. Антропова.** Сезонные изменения холодо- и теплоустойчивости клеток двух видов мхов. (117).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 123

И. М. Магомедов. Фотосинтез и метаболизм углерода у растений с циклом дикарбоновых кислот (123).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 139

И. Т. Васильченко и В. А. Флеров. Александр Федорович Флеров. (К 100-летию со дня рождения (139).

ХРОНИКА 147

М. С. Боч и В. В. Мазинг. IV Международный конгресс по торфу (Финляндия, Отаниеми, 25—30 июня 1972 г.) (147).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 152

А. И. Галушко. В Чечено-Ингушском отделении Всесоюзного ботанического общества. (152).

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова.*
Корректоры *Н. В. Лихарева* и *Т. Г. Эдельман*

Сдано в набор 3/X 1973 г. Подписано к печати 20/XII 1973 г. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Печ. л. 10 + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.69. Тип. зак 626. М-06154.
Тираж 2740.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056